Telemetrische Mikroelektrodenuntersuchungen am Corpus geniculatum mediale der wachen Katze

Siegfried Kallert

Aus dem I. Physiologischen Institut
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
Direktor: Professor Dr. med. Wolf D. Keidel

Telemetrische Mikroelektrodenuntersuchungen am Corpus geniculatum mediale der wachen Katze

Der Hohen Medizinischen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität
Erlangen-Nürnberg

vorgelegt als Habilitationsschrift von

Siegfried Kallert

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der Habilitation: 5.2.1974

Meinem Lehrer,

Herrn Professor Dr.med. Wolf D. Keidel,

in Dankbarkeit und Verehrung

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	2
Methodik	6
Implantation und Ableitung	6
Reizgestaltungen	12
Auswertung	14
Histologie	17
Vorzüge und Nachteile der Methode	18
Ergebnisse	20
Spontanaktivität und Antwort auf stationäre Reize	20
Einfluß von Tonfrequenz und Reizintensität	30
Die Wirkung frequenzmodulierter Reize (FM-Reize)	37
Anmerkungen zur Anatomie	48
Diskussion	51
Zusammenfassung	64
Literaturverzeichnis	66

Einleitung

Mikroelektrodenuntersuchungen, wie sie in der vorliegenden Arbeit dargestellt werden, sollen dazu beitragen, die funktionelle Bedeutung einzelner Kerngebiete des Gehirnes zu erkennen. Der gleichen Fragestellung widmen sich auch anatomisch-histologische und elektronen-mikroskopische Untersuchungen, Verhaltensstudien bei Tieren mit definierten Hirnläsionen, Zufallsbefunde bei Menschen mit Gehirnverletzungen*) und schließlich schon seit langem elektrophysiologische Experimente mit größeren Elektroden, bei denen elektrische Potential- oder auch Impedanzänderungen eines größeren Gebietes summarisch erfaßt werden. Jede dieser Forschungsmethoden hat besondere Stärken, aber jede hat auch gewisse Schwächen, so daß nur gegenseitige Ergänzungen und Bestätigungen zu einem gesicherten Verständnis der Funktion einzelner Kerne führen können.

Die ersten Mikroelektrodenableitungen von Einzelelementen der Hörbahn wurden von Galambos und Davis 1943 durchgeführt. Nach einer Pause von fast 10 Jahren wurden dann seit 1951 eine größere Zahl solcher Experimente veröffentlicht, so daß heute schon viele so gewonnene Daten von den einzelnen Kernen der Hörbahn bekannt sind. Am genauesten wurde der Nervus cochlearis untersucht (23, 27, 43, 77, 78, 80, 92, 94, 95, 98, 100, 101, 117, 123, 137, 139, 140, 147, 154, 157, 158, 176, 177, 178, 179, 181, 182, 186, 187, 202, 229, 237, 239, 240, 251, 257, 258, 259, 260, 262, 265, 266, 269, 285, 286, 306, 307), für den die Eingangsgrößen noch am besten abgeschätzt werden können. Aber auch vom Nucleus cochlearis (50, 56, 57, 58, 74, 75, 83, 84, 85, 86, 91, 107, 108, 113, 121, 122, 154, 157, 180, 183, 185, 192, 193, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 213, 217, 233, 234, 235, 236, 238, 250, 254, 264, 271, 272, 273, 274, 276, 277, 278, 296, 297),

---

*) s. z.B. Baru and Karaseva 1972

von der Oliva superior (37, 103, 111, 112, 115, 116, 126, 134, 154, 214, 215, 216, 263, 289), vom Lemniscus lateralis (12, 45, 284), vom Colliculus inferior (15, 16, 31, 34, 36, 55, 60, 72, 104, 138, 152, 154, 225, 226, 255, 256, 276, 277, 278, 281, 282, 283, 288, 296, 297), vom Corpus geniculatum mediale (7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 18, 62, 69, 97, 102, 124, 145, 152, 153, 156, 188, 190, 225, 252, 275, 291, 295, 299, 302) und schließlich von der Rinde (1, 2, 30, 42, 44, 73, 81, 82, 96, 106, 118, 119, 120, 129, 135, 136, 153, 156, 191, 228, 231, 247, 248, 279, 280, 290, 293, 301, 310, 311) liegen umfangreiche Ergebnisse vor. Obwohl dabei manche Einzelleistungen aufgeklärt werden konnten, ist es auch heute noch nicht möglich, eine absolute funktionelle Unterscheidung zwischen den einzelnen Kernen durchzuführen.

Besondere Probleme ergeben sich gerade für die höheren Anteile der Hörbahn, für die Rinde und für das Corpus geniculatum mediale. Wegen der besonders innigen Verbindung von Cortex und Thalamus führen geeignete Cortexablationen immer auch zu massiver Degeneration großer Geniculatumanteile, so daß Läsionsversuche*) keine Differenzierung erlauben, um so entscheidender sind verläßliche elektrophysiologische Versuche.

---

*) Dennoch liegen ausgezeichnete Ergebnisse von decortisierten Katzen vor, die unter anderem zeigen, daß decortisierte Katzen unterschiedliche Töne und Intensitäten fast wie normale Katzen diskriminieren können (49, 65, 109, 110), sie verlieren aber das Unterscheidungsvermögen für zeitliche Eigenschaften der Reize, so daß sie Frequenzaufwärts- und Frequenzabwärtsmodulationen (49, 175) nur noch sehr schlecht und Tonmuster, die sich durch die zeitliche Folge der Teiltöne unterscheiden, überhaupt nicht mehr diskriminieren können (66, 67). Ebenso geht die Fähigkeit, eine Schallquelle im Raum zu lokalisieren, verloren (65, 194, 221, 224, 246). In allen diesen Fällen ist aber außer der Rindenablation auch immer das Corpus geniculatum mediale in weiten Teilen mit degeneriert.

Die ersten Mikroelektrodenuntersuchungen am Corpus geniculatum mediale wurden von Thurlow et al. 1951 und von Galambos et al. 1952 durchgeführt. Für solche Mikroelektrodenuntersuchungen muß aber in der Höhe von Thalamus und Rinde ernsthaft ein störender Einfluß der Narkose befürchtet werden (73, 155, 228, 287), deshalb wurden von einigen Forschergruppen nichtnarkotisierte paralysierte Katzen verwendet (9, 10, 118, 155, 156, 268, 291). Auch diese Methode schließt aber pharmakologische Effekte nicht aus und versetzt das Versuchstier in eine unphysiologische Situation.

Einen Ausweg bietet die Implantation von Mikroelektroden. Dabei gewinnt man gleichzeitig den großen Vorteil, daß die für Versuche am narkotisierten Tier notwendige Überwachung der Körpertemperatur, der Blutgase und des Blutzuckers entfällt.

Drei Variationen der Implantationsmethode haben sich bewährt. Die Grundprinzipien sind folgende:

1.) In ein Trepanationsloch der knöchernen Schädeldecke wird eine Metallvorrichtung eingesetzt, die die stereotaktisch in das Gehirn eingeführte Mikroelektrode hält und einen Mikrometervorschub erlaubt. Eine Drahtverbindung von der Mikroelektrode zum Vorverstärker wird jeweils für die Dauer des Versuches angebracht (81, 141, 142, 302, 311).

2.) In ein Trepanationsloch der knöchernen Schädeldecke wird nur ein Metallzylinder befestigt, der mit Oel gefüllt wird, um die Dura mater gegen Austrocknung und Fremdkörper zu schützen. Nach einigem Training läßt sich das Tier ohne Gegenwehr mit diesem Zylinder an einem stereotaktischen Gerät befestigen, mit dem man wie bei einem Narkosepräparat Mikroelektroden in das Gehirn jeweils für die Dauer eines Versuches einführen kann (36, 228).

3.) Wie 1.), jedoch wird für die jeweilige Versuchszeit ein kleiner Sender an die Mikroelektrodenhalterung angesteckt und die Aktionspotentiale werden telemetrisch registriert*). Damit wird für das Versuchstier ein Höchstmaß an Bewegungsfreiheit während der Ableitung erreicht. Dieses Verfahren wird in der vorliegenden Arbeit dargestellt.

---

*) Eine ähnliche Methode wurde außerhalb des akustischen Systems von Baust et al. schon einmal 1961 beschrieben.

Methodik

Implantation und Ableitung

Die Versuche wurden an erwachsenen Katzen durchgeführt. Zur Implantation wurden sie mit Nembutal (1,0 ml/kg i.p.) narkotisiert. Nach Eintritt der Narkose wurden die Tiere an der Zahnreihe des Oberkiefers in einem stereotaktischen Gerät befestigt. Bei dieser Befestigungsmethode*) werden zusätzliche Verletzungen und Druckstellen, insbesondere die Gefährdung des äußeren Gehörganges und des Trommelfelles durch die sonst üblichen Ohrstifte, vermieden. Ein vorher in geeigneter Größe angefertigter Metall-Löffel wird mit Paladur® (schnellhärtender, kaltpolymerisierender Universalkunststoff auf Pulver-Flüssigkeits-Basis der Firma Kulzer & Co. GmbH, Bad Homburg) gefüllt und etwa 3 Minuten der narkotisierten Katze fest auf die obere Zahnreihe (die vorher einwandfrei getrocknet wurde) gedrückt. Nach weiteren 2 Minuten wird der Löffel an eine am Rahmen des stereotaktischen Gerätes befestigte Vorrichtung angeschraubt, die bezogen auf die drei senkrecht aufeinanderstehenden Raumachsen voneinander unabhängige Linear- und Drehbewegungen erlaubt, so daß der Kopf des Tieres innerhalb vernünftiger Grenzen in jede beliebige Stellung gebracht werden kann (Abb. 1).

Für eine präzise Einstellung des Kopfes auf die für die Benutzung stereotaktischer Atlanten übliche Normalhaltung kann ein Orbitalrandtaster benutzt werden, wenn außerdem mit einem nicht-flexiblen Endoskop die beiden Trommelfelle optisch auf die für die Ohrstifte

---

*) Die Methode haben wir gemeinsam mit Dr. W. Gutmann (Valparaiso, Chile) entwickelt. Herrn Professor Dr. L. Kobes (Klinik für Zahn-, Mund- und Kieferkranke der Universität Erlangen) danken wir für seine freundliche Hilfe bei der Materialauswahl und bei der Herstellung der Modelle.

(mit denen die Versuchstiere sonst befestigt werden) festgelegte Achse ausgerichtet sind (Abb. 2). Wir haben im allgemeinen die Einstellung nach äußerem Aspekt und Erfahrung vorgenommen, da uns das Endoskop nicht länger verfügbar war.

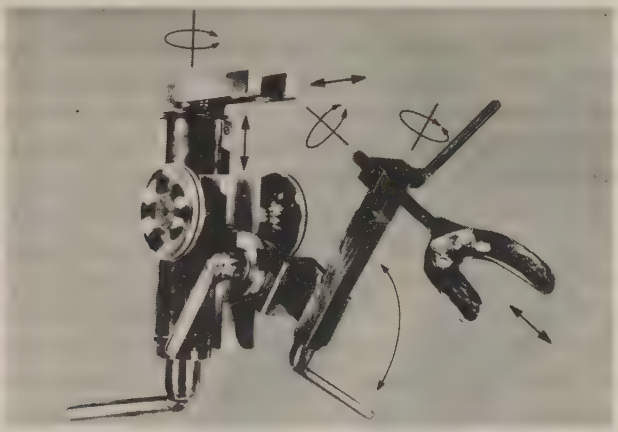

Abb. 1: Befestigungsvorrichtung. Die Dreh- und Linearbewegungsmöglichkeiten sind durch Pfeile angegeben (nach W. Gutmann 1972). *)

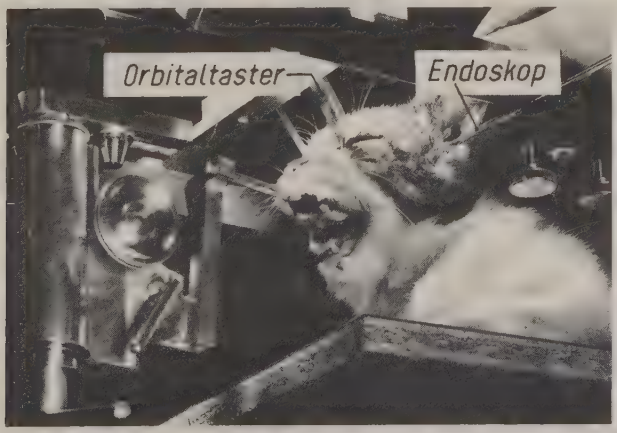

Abb. 2: Justierung der Kopfhaltung mit Orbitalrandtaster und mit Endoskop **) (nach W. Gutmann 1972).

Fußnoten s. S. 8

Mit einem etwa 5 cm langen Sagittalschnitt (dem Verlauf der Sutura sagittalis entsprechend) wird Fell und Haut durchtrennt, dann wird der Musculus temporalis von seinem Ansatz im Bereich der Linea temporalis superior über eine Länge von 2,5 cm gelöst. Fell, Haut und Muskel werden mit Wundhaken zur Seite gehalten und aus dem freigelegten Schädelknochen wird ein längsovales Stück (Durchmesser etwa 12-15 mm) parasagittal entnommen, ohne die Dura zu verletzen. Dann wird eine geeignet angepaßte Feinsilberblechplatte (0,5 mm dick) mit zentraler Öffnung, die gerade leicht die Ränder der Schädelöffnung überdeckt, mit Feinsilberdraht (0,35 mm Ø) fest mit dem Schädelknochen vernäht. Dazu werden vorher rings um den Knochendefekt etwa im Abstand von 2 mm mit einem entsprechenden Zahnbohrer 6 bis 12 feine Löcher für die Silberdrahtnaht angebracht, korrespondierende Löcher müssen in der Silberplatte vorhanden sein. Anschließend wird die bereits in dem Elektrodenaufsatz (Miniaturmikromanipulator) befestigte Wolframmikroelektrode stereotaktisch in das Corpus geniculatum mediale eingeführt. Zur Sicherung der Elektrodenposition wird eine akustisch erregbare Zelle aufgesucht und zum Beleg ein Histogramm aufgenommen. In der so definierten Lage wird der Elektrodenaufsatz mit Paladur® fest mit der eingenähten Silberplatte vergossen. Dabei wird Kontakt von Paladur® mit der Dura streng vermieden. Haut und Fell werden vor und hinter diesem Elektrodenaufsatz wieder vernäht. Die Katze wird aus der Befestigung an den Zähnen des Oberkiefers gelöst und zum Aufwachen wieder in den Stall gebracht. Während der Operation und an den zwei folgenden Tagen wird prophylaktisch Totocillin® (2 x tgl. 0,5 g i.p.) verabreicht. Mit dem Mikrovorschub im Elektrodenaufsatz läßt sich die Elektrode dann noch um etwa 8 mm vertikal verschieben.

---

*) Diese Vorrichtung wurde von Herrn Hauptwerkmeister R. Bachmann hergestellt.

**) Das Endoskop wurde uns für einige Zeit leihweise von der Firma Storz (Tuttlingen) überlassen.

Die Mikroelektroden werden nach der von Hubel (1957) angegebenen Methode aus Wolframdraht hergestellt. Zur Isolierung wurde Isolier-Überzugslack 602-13-0000 der Firma Schramm AG, Offenbach, verwendet. Nach dem elektrolytischen Anspitzen auf einen Spitzendurchmesser von etwa 2 µm werden die Elektroden bis zu 10mal gleichmäßig langsam durch einen solchen Lacktropfen gezogen und dazwischen jeweils bei 140° 5 bis 10 Minuten getrocknet. Mit einem Spannungsstoß von 5 kV ist eine saubere Abisolierung der Spitze (etwa 5-15 µm lang) möglich. Abbildung 3 zeigt zwei verschiedene Elektrodenspitzenausführungen. Solche Elektroden waren ohne merkliche Qualitätsänderungen bis zu acht Wochen implantiert.*)

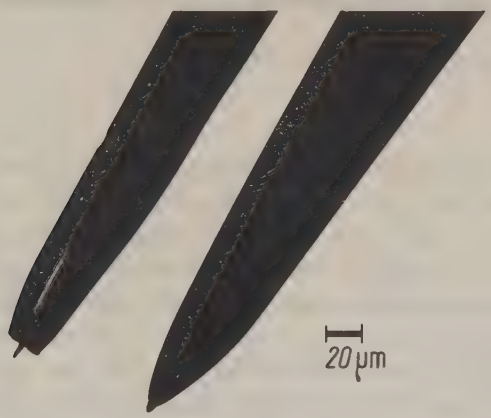

Abb. 3: Zwei typische Mikroelektrodenspitzen. Der Durchmesser der abisolierten Spitze beträgt etwa 2 µm.

---

*) Die Elektroden wurden von Fräulein A. Förstel hergestellt.

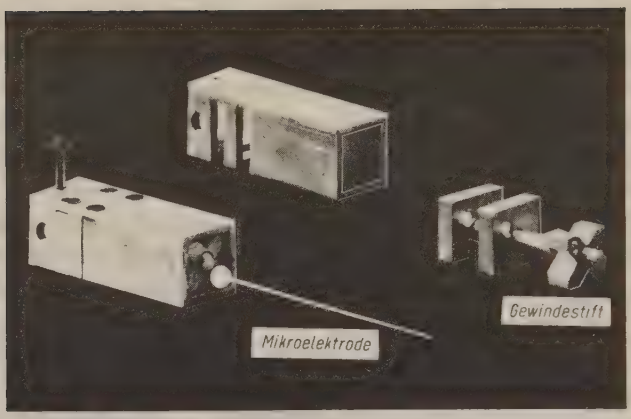

Abb. 4: Aufbau des Elektrodenaufsatzes.

In Abbildung 4 ist der Elektrodenaufsatz dargestellt. Er besteht aus einem Hohlquader (Höhe: 20 mm) mit quadratischem Querschnitt (8 x 8 mm). Auf einem zentral angebrachten Gewindestift (2 mm Ø, Steigung 0,4 mm) ist eine sternförmige Mutter so aufgesetzt, daß Drehung des Gewindestiftes eine Auf- und Abbewegung der Mutter in Längsrichtung des Elektrodenaufsatzes bewirkt. Damit kann die an der Mutter befestigte Mikroelektrode nach der Implantation vertikal bewegt werden. Der Gewindestift selbst wird in seiner Lage durch zwei Halteplatten gesichert, die mit fluchtenden Löchern für die Drahtverbindung von der Mikroelektrode zum Sendereingang versehen sind. Der gesamte Aufbau besteht aus oberflächenversilbertem Messing; er dient bei der Ableitung neben der Haltefunktion gleichzeitig als indifferente Elektrode.*)

---

*) Der Elektrodenaufsatz wurde von Herrn Hauptwerkmeister R. Bachmann in der mechanischen Werkstatt des Institutes entwickelt und hergestellt.

Mit einer weiteren Schraube läßt sich jeweils für die Dauer der Ableitungen ein kleiner Sender am Aufbau seitlich anschrauben, so daß der Mikroelektrodenvorschub weiter unbehindert möglich bleibt. Der Sender wurde freundlicherweise von der Telefunken AG, Ulm, als Schenkung zur Verfügung gestellt. Es handelt sich um einen frequenzmodulierten Gegentaktsender mit einer Trägerfrequenz von etwa 35 MHz, die Reichweite beträgt ca. 10 m (Abmessungen: 9 x 20 x 6 mm). Für die jetzige Ausführung des Senders war ein zusätzlicher Vorverstärker nötig, der in der Elektronikwerkstatt des Institutes von Herrn K. Schütte aus Miniaturbauteilen angefertigt wurde (Abb. 5).

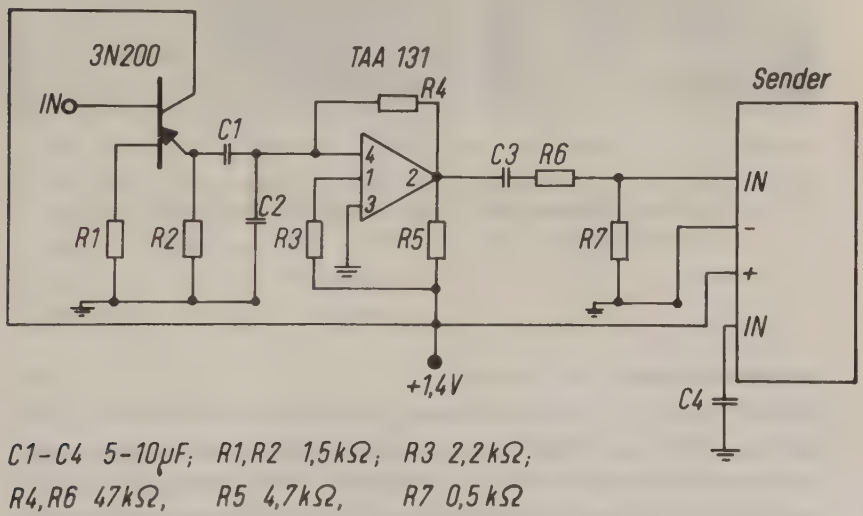

Abb. 5: Schaltbild des für die jetzige Senderausführung noch erforderlichen Vorverstärkers.

Als Empfänger wurde ein Telefunken-Mikroport-Gerät bzw. ein entsprechend verstimmter Rundfunkempfänger benutzt. Abbildung 6 zeigt vier Katzen nach der Implantation mit und ohne angeschraubtem Sender.

Abb. 6: Katzen nach der Implantation, links ohne und rechts mit angeschraubtem Sender. Der gesonderte Vorverstärker wird in Zukunft entfallen.

Reizgestaltungen

Als Reize dienten Clicks*), sowie kurze Rausch- oder Sinustonreize (100 ms bis 6 s lang), die zur Vermeidung von Knackgeräuschen am Anfang und Ende sich hinsichtlich der Intensität über einige Millisekunden ein- bzw. ausschleichen, so daß die Umhüllende nicht rechteckig ist, sondern Doppeltrapezform hat (solche Reize werden

---

*) Ein Click ist ein Knackgeräusch und wird durch einen kurzen elektrischen Rechteckimpuls von z.B. 100 µs Dauer am Lautsprecher erzeugt.

meist Rausch- bzw. Tonbursts genannt). Das Rauschen konnte als weißes Rauschen oder als Schmalbandrauschen unterschiedlicher Bandbreite ($\Delta\nu$ von 3 bis 600 Hz) von variabler Mittenfrequenz (ν_m von 100 bis 10 000 Hz) angeboten werden. Der Sinuston war von 100 bis 10 000 Hz (z.T. bis 35 kHz) veränderlich und sowohl Sinuston wie auch die Mittenfrequenz beim Schmalbandrauschen konnten auch während der Dauer des einzelnen Reizes frequenzmoduliert werden (FM-Reize). Es war darüber hinaus möglich, mit einem Mischpult alle Reizformen (weißes Rauschen, gefiltertes Rauschen, Sinustöne und frequenzmodulierte Töne) miteinander wahlweise zu kombinieren. Die Schallintensität konnte in Stufen von je 10 dB verändert werden.

Die Katzen befanden sich im freien Schallfeld in einer elektrisch und akustisch abgeschirmten Kammer. Sie konnten sich dabei in einem Holzkäfig (Grundfläche: 1,30 m x 1,30 m, Höhe: 85 cm) völlig ungehindert bewegen, trinken, fressen und anderen Bedürfnissen nachgehen. Alle Tiere gewöhnten sich auffallend schnell an die Versuchssituation, verhielten sich sehr ruhig und unterließen nahezu gänzlich das bei Katzen sonst so beliebte heftige Kopfschütteln. Sie ließen sich schon nach wenigen Tagen willig und mit behaglichem Schnurren den Sender anstecken und schienen überhaupt ein gewisses Vorbereitungsritual zu erlernen.

Abbildung 7 zeigt eine Katze mit aufgeschraubtem Sender im Versuchsraum. Es ist daran gedacht, für weitere Untersuchungen das Verhalten der Katze während der Reize mit einer Fernsehkamera ständig zu überwachen. Reizgestaltung und Auswertung erfolgte mit einem LINC-8-Rechner*), der die Reizsteuerung über zusätzliche Digital-Analog-Wandler und damit gekoppelte Modulatoren durchführte.

---

*) Alle erforderlichen Programme wurden freundlicherweise von Herrn Priv.-Doz. Dr.rer.nat. P. Finkenzeller zur Verfügung gestellt.

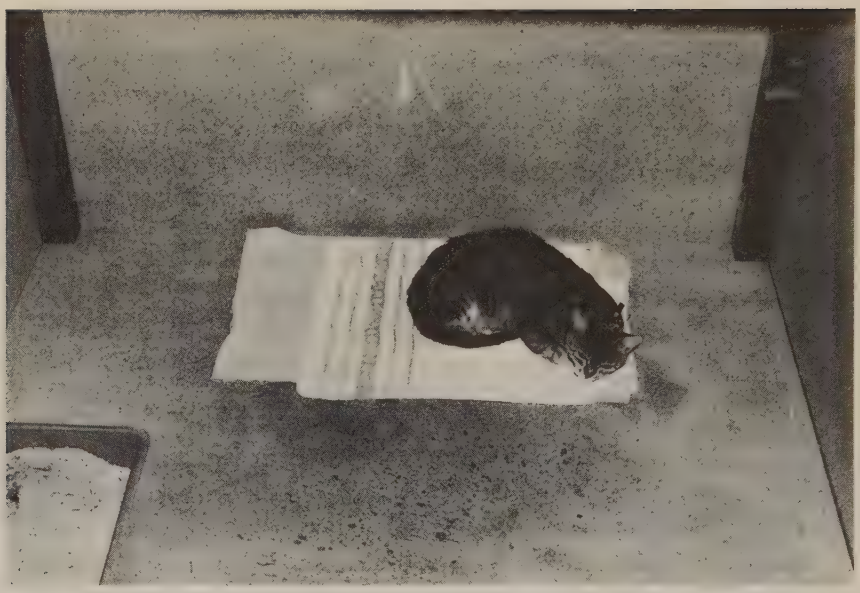

Abb. 7: Katze "Grete" mit aufgestecktem Sender im Versuchsraum.

Auswertung

Während des Versuches konnten Reiz und über die Mikroelektrode registrierte Antwort (= Aktionspotentiale) mit einem Zweistrahloszillographen (Tektronix 502 A) beobachtet werden. Ebenso konnten auf einem weiteren Zweistrahloszillographen gleichzeitig mit den Aktionspotentialen das Triggerniveau des Impulshöhendiskriminators und die Normimpulse für den LINC-8 fortwährend kontrolliert werden. Am Ende einer jeden Reizserie lieferte der Rechner das Ergebnis über einen besonderen Bildschirm. Vergleiche der Ergebnisse waren durch Einsatz eines Speicheroszillographen (Tektronix 611) leicht

möglich, so daß danach die weitere Reizgestaltung ausgewählt werden konnte. Abbildung 8 zeigt ein vereinfachtes Blockschaltbild der Versuchsanordnung.

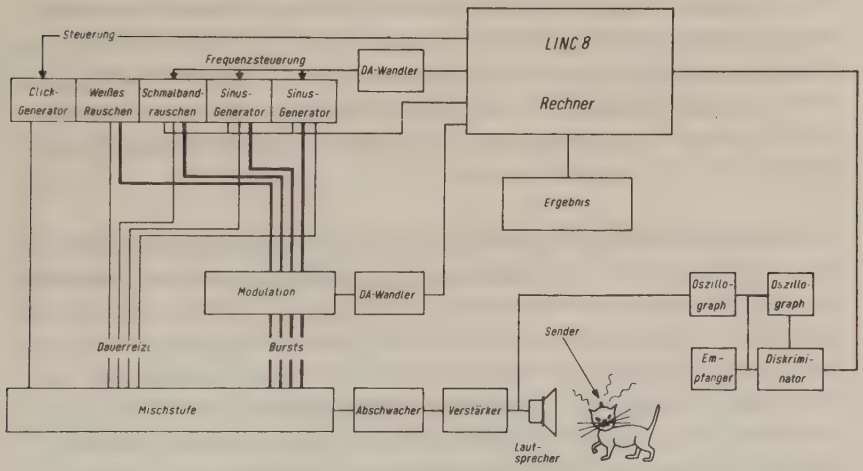

Abb. 8: Vereinfachtes Blockschaltbild der Reiz- und Registriereinrichtung.

Die Ergebnisse wurden als Reizfolgehistogramme, als Intervallhistogramme oder als Frequenzantwortkurven dargestellt.

Ein Reizfolgehistogramm stellt die zeitliche Häufigkeitsverteilung von Aktionspotentialen dar, die Abszisse gibt die Zeit nach Reizbeginn an (als Zeitnullpunkt kann natürlich auch ein definierter Zeitpunkt vor Reizbeginn gewählt werden, so daß auch die Entladungsdichte vor Reizbeginn deutlich wird). Die Ordinate gibt die Anzahl der registrierten Aktionspotentiale pro bin (= konstantes Zeitinter-

vall, nämlich die durch Programm und Rechner bestimmte Zeitauflösung der Abszisse) und pro vorgegebener Reizzahl an. Bei den Reizfolgehistogrammen für frequenzmodulierte Reize gibt der Rechner für die einzelnen Abszissenwerte gleichzeitig den dem betreffenden Zeitpunkt gerade zugeordneten Frequenzwert an.

Ein Intervallhistogramm stellt die Häufigkeitsverteilung der durch den zeitlichen Abstand je zwei aufeinanderfolgender Aktionspotentiale bestimmten Zeitintervalle dar. In der Abszisse sind also die Intervallängen in Zeiteinheiten aufgetragen, die Ordinate gibt die Anzahl von registrierten solchen Zeitintervallen pro Gesamtanalysezeit und pro bin an.

Eine Frequenzantwortkurve gibt die Entladungshäufigkeit als Funktion der Reizfrequenz bei konstanter Reizintensität wieder. Zur Gewinnung solcher Frequenzantwortkurven wurden Tonbursts verschiedener Frequenz (diskrete Frequenzschritte vorgebbarer Schrittweite) aber gleicher Intensität benutzt, der Frequenzbereich war in den Grenzen von 100 bis 10 000 Hz (teilweise bis 35 kHz) frei wählbar. Im allgemeinen wurden die Frequenzantwortkurven gleich für verschiedene Zeitabschnitte relativ zum Einzelreiz ermittelt, nämlich für einen Zeitabschnitt vor Reizbeginn (= Vorlauf) von meistens 100 ms, für die ersten 50 oder 100 ms der Reizdauer (= On-Abschnitt), für die restliche Dauer des Reizes (= Dauerabschnitt, meistens 300 ms), für die ersten 50 oder 100 ms nach Reizende (= Off-Abschnitt) und für einen Zeitabschnitt nach Reizende (= Nachlauf, meistens 500 oder 1000 ms), so daß die wiedergegebenen Frequenzantwortkurven in der Regel aus mehreren Teilbildchen für diese Abschnitte bestehen. Auf der Abszisse ist dabei für jeden solchen Zeitabschnitt die Reizfrequenz (= Tonhöhe) aufgetragen, auf der Ordinate die Anzahl der Aktionspotentiale pro Zeitabschnitt und vorgegebener Reizzahl. Es ist aber auch möglich, nur einzelne Teilbilder oder z.B. drei Teilbilder (etwa On - Dauer - Off) vom Rechner ausgeben zu lassen und damit Einzelheiten dieser Zeitabschnitte deutlicher dazustellen. Die Größe der einzelnen Zeit-

abschnitte war frei wählbar, hier sind nur die am häufigsten verwandten Werte genannt. Im allgemeinen wurden 5 Reizserien zu je 64 Einzelreizen (Tonbursts verschiedener Frequenz) zur Bestimmung einer Frequenzantwortkurve verwandt. Die genauen Daten sind in den Abbildungen angegeben.*)

Alle diese Bilder, sowohl die Histogramme als auch die Frequenzantwortkurven sind so dargestellt, daß für jeden Abszissenwert der zugehörige Ordinatenwert als schwarze Säule eingetragen ist, so daß bei hinreichend engen Abszissenschritten schwarze Flächen resultieren. Die Bezeichnung "Kurve" bezieht sich auf die obere Begrenzung dieser Flächen.

Weitere Einzelheiten zur Ergebnisdarstellung sind erforderlichenfalls in den Abbildungslegenden angegeben.

Histologie

Die Lokalisation der Mikroelektrode wurde nach Abschluß der Versuche histologisch**) nachgewiesen. Dazu wurde ein das Corpus geniculatum mediale enthaltender Gewebeblock in 10% Formalin fixiert, mit der aufsteigenden Alkoholreihe entwässert, in Paraplast® eingebettet,

---

*) Bei dieser Darstellung muß allerdings beachtet werden, daß ein On-Effekt mit einer Latenzzeit, die größer ist als das für den Kurvenaufbau gewählte Intervall von z.B. 50 ms, in das jeweilige "Dauer"-Teilbild eingeht. Wenn also die Frequenzantwortkurve unter "Dauer" gegenüber "Vorlauf" eine gesteigerte Entladungshäufigkeit zeigt, dann bedeutet das nicht notwendig Dauerentladung in dem Sinne von "während der ganzen Dauer des Reizes findet Entladung statt", schließt aber ein solches Antwortverhalten auch nicht aus. Das muß vielmehr mit Hilfe von Reizfolgehistogrammen im einzelnen geklärt werden (z.B. Abb. 24).

**) Für wertvolle Beratung danken wir Herrn Professor Dr. H. Schmidt vom Pathologisch-anatomischen Institut. Alle histologischen Laborarbeiten wurden von Fräulein A. Förstel durchgeführt.

geschnitten und mit Kresylviolett in der üblichen Weise gefärbt. Eine besondere Markierung der Elektrodenlage erübrigt sich, denn nachdem die Elektrode 3 bis 8 Wochen implantiert war, ist in jedem Fall eine Gewebereaktion histologisch nachweisbar. Der Stichkanal verläuft vertikal, die histologischen Schnitte sind als Horizontalschnitte ausgeführt. Da es sich aber um Serienschnitte (10 µm) handelt, läßt sich aus der Schnittnummer auf die Höhe im Corpus geniculatum mediale schließen und damit der Elektrodenweg rekonstruieren.

Vorzüge und Nachteile der Methode

Telemetrische Mikroelektrodenableitungen erlauben, in idealer Weise die Aktivität einzelner oder (mit größeren Elektroden) mehrerer Zellen im "Normal"zustand des Tieres, frei von allen medikamentösen Einflüssen unter den Bedingungen der Homöostase des inneres Milieus zu registrieren. Man kann damit vielmehr sogar gezielt den Einfluß definierter Störungen des inneren Milieus untersuchen. Mit dieser Methode lassen sich auch elektrophysiologische Untersuchungen und Verhaltensbeobachtungen gleichzeitig durchführen. Dies ist für die Sinnesphysiologie im Zusammenhang mit Problemen wie Optimalisierungsfunktion, Aufmerksamkeitszuwendung, Lernen und natürlicher Schlaf von großem Interesse.

Aber auch die Grenzen der Methode müssen beachtet werden. Zunächst ist es nicht möglich, den Schalldruck des Reizes am Trommelfell in der gewohnten Genauigkeit anzugeben, die durch die Reizzuführung über Ohrstifte bei akuten Versuchen gegeben war. Außerdem werden alle Reize binaural in undefinierter Weise aufgenommen, denn das Tier kann sich ja relativ zur Schallquelle bewegen.

Die so besonders eindrucksvollen Mikroelektrodenversuche zum Richtungshören durch Variation interauraler Reizparameter (37, 44, 45, 103, 104, 128, 129, 193, 256, 263, 267) wären nur mit größerem Aufwand durchführbar. Dies ist eine gewisse Einschränkung, zumal gerade die höheren Hörbahnanteile für die akustische Raumwahrnehmung eine besondere Rolle spielen (18, 65, 175, 221) und man bei der Untersuchung einzelner Zellen ohne zusätzlichen Aufwand nicht einmal erkennen kann, ob binaurale Effekte für diese Zelle existieren.

Ergebnisse

Es wurden 122 Neurone des Corpus geniculatum mediale von wachen, frei beweglichen Katzen untersucht und davon 1105 Histogramme aufgenommen. Die zum Vergleich herangezogenen Werte von akuten Narkosepräparaten (Direktableitungen ohne Telemetrie) beruhen auf der Untersuchung von 238 Nervenzellen und 770 Histogrammen. Nur wenige Zellen wurden telemetrisch sowohl vom wachen als auch vom narkotisierten Tier untersucht, indem nach der Ableitung von der wachen Katze das Tier narkotisiert wurde und das Entladungsmuster der Zelle durch die verschiedenen Narkosestadien verfolgt wurde. Dabei wurden die einzelnen Narkosestadien nicht nach objektiven Kriterien (z.B. EEG-Beurteilung) unterteilt.

Spontanaktivität und Antwort auf stationäre Reize

Am auffallendsten ist die im wachen Zustand wesentlich größere Spontanaktivität. In Narkose sind viele Zellen überhaupt nicht spontanaktiv oder zeigen nur einige wenige Entladungen pro Minute und nur ganz wenige haben Entladungsraten von 20 bis 30 Aktionspotentiale pro Sekunde, so daß der statistische Mittelwert 2 bis 3 Aktionspotentiale pro Sekunde beträgt. Der Mittelwert für Ableitungen von der wachen Katze beträgt dagegen etwa 20 Aktionspotentiale pro Sekunde. Dies stimmt gut mit entsprechenden Untersuchungen am Colliculus inferior (Bock et al. 1972) und an der Associations-Rinde (Noda und Adey 1973) überein. Man kann deshalb im wachen Zustand auf akustische Reizung viel häufiger Entladungshemmungen beobachten.

Abbildung 9 zeigt Spontanaktivität, Erregung auf Sprachreize und Hemmung auf die gleichen Sprachreize.

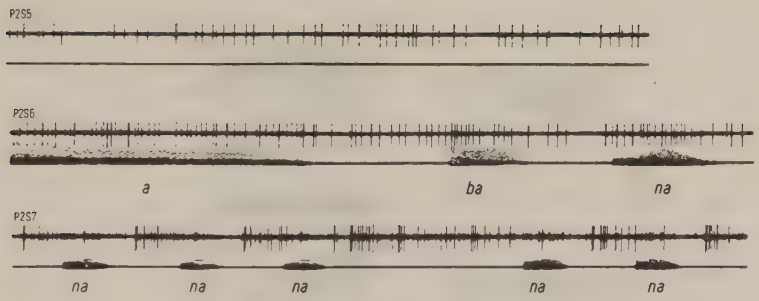

Abb. 9: Zelle P2S5: Spontanaktivität;
Zelle P2S6: Entladungssteigerung auf gesprochene Laute a und ba‿na;
Zelle P2S7: Entladungshemmung auf Sprechreize na, na, na;
In den Teilbildern ist oben jeweils die Aktionspotentialspur und darunter die zugehörige Reizspur wiedergegeben.

Bei der systematischen Untersuchung der reizkorrelierten Entladungsmuster auf Ton- und auf Rauschbursts in Histogrammdarstellung führt diese erhöhte Spontanaktivität dazu, daß man neben den aus den akuten Versuchen an Narkosepräparaten bekannten Antwortmustern auch die entsprechenden Negativmuster beobachten kann.

In Abbildung 10 sind eine Auswahl solcher Muster zusammengestellt.

Das Reizfolgehistogramm der Zelle M 205 (Narkosepräparat) zeigt nur zu Beginn des Reizes Entladungen (On-Erregung), während der restlichen Dauer des Reizes sowie vor und nach dem Reiz finden, von ganz wenigen einzelnen abgesehen, keine Entladungen statt. Im Teilbild b ist ein äquivalentes Muster von der wachen Katze dargestellt, während

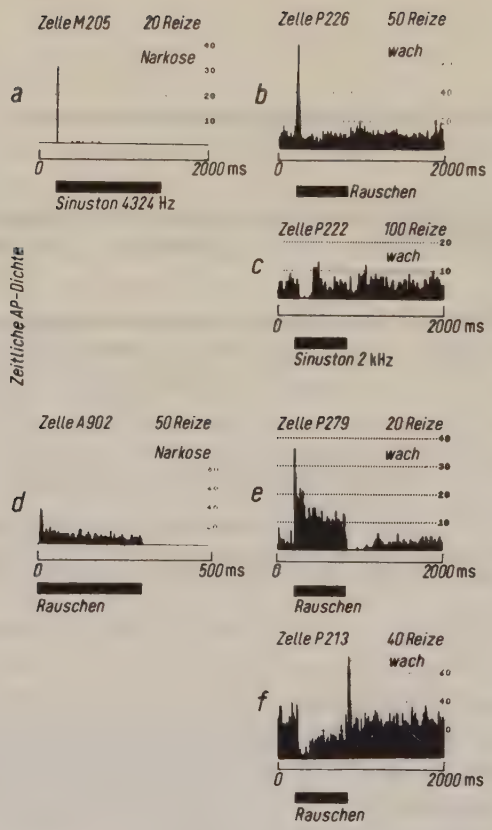

Abb. 10/I: Gegenüberstellung neuronaler Entladungsmuster (Reizfolgehistogramm) aus dem Corpus geniculatum mediale narkotisierter Katzen und ihre äquivalenten Muster von wachen Katzen, sowie der bei den wachen Katzen nachweisbaren Komplementärmuster. Die Reize sind zeitgerecht eingetragen. Die den einzelnen Reizfolgehistogrammen zugrunde liegende Anzahl der Reize ist jeweils angegeben.

Teilbild c ein komplementäres Muster zeigt, nämlich zu Beginn des Reizes Hemmung (On-Hemmung), sonst nur statistische Schwankung der Spontanaktivität.

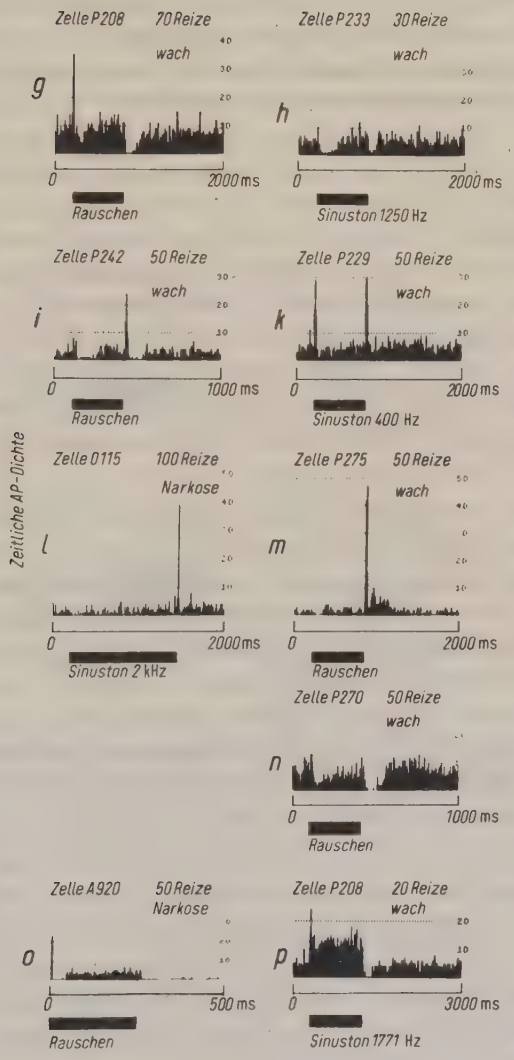

Abb. 10/II: Legende s. Abbildung 10/I

Das Reizfolgehistogramm der Zelle A 902 entspricht im Aufbau genau der für die Fasern des Nervus cochlearis üblichen Form. Nach kurzer Latenzzeit (die im Corpus geniculatum mediale durch die Synapsenzeiten natürlich etwas länger ist als im Nervus cochlearis) zunächst überschießende Entladung (initialer overshoot), dann Abfall der Entladungsdichte (Adaptation) zum Gleichgewichtswert (steady state), der während der restlichen Dauer des Reizes etwa konstant bleibt. Das Histogramm im Teilbild e von der wachen Katze entspricht diesem Muster, denn die nach Reizende auftretende Hemmung kann im Teilbild d natürlich nicht sichtbar werden, da in d keine Spontanaktivität vorhanden ist. Teilbild f ist wieder genau komplementär zu Teilbild e (Negativmuster). Anstelle der überschießenden Anfangsentladung hier deutliche Hemmung, die dann ebenfalls während der Dauer des Reizes (Adaptation) zurückgeht auf einen Gleichgewichtswert der Hemmung, nach Reizende anstelle der Hemmung von Teilbild e jetzt besonders heftige Entladung.

Das Histogramm von Teilbild g zeigt zu Reizbeginn Entladungszunahme, nach Reizende Entladungshemmung, während Teilbild i ein Histogramm mit On-Hemmung und Off-Entladung, also wieder komplementäres Verhalten zeigt (zusätzlich ist allerdings nach der Off-Entladung eine weitere Hemmung vorhanden). In Teilbild h ist nach Reizbeginn und nach Reizende jeweils Entladungshemmung zu sehen, in Teilbild k umgekehrt zu beiden Zeitpunkten erhöhte Entladungsdichte. Teilbild l zeigt eine Off-Entladung in Narkose aufgenommen, Teilbild m ein äquivalentes Muster von der wachen Katze und Teilbild n das dazu gehörige komplementäre Muster.

Schließlich ist in Teilbild o ein charakteristisches Entladungsmuster der Hörbahnkerne, bestehend aus On-Entladung, danach Entladungsstille (silent period) und schließlich während der restlichen Dauer des Reizes eine erhöhte stationäre Entladungsfolge gezeigt. Teilbild p zeigt das Wach-Äquivalent. Anstelle der Entladungsstille ist hier nur eine deutliche Hemmung zu sehen. Zu diesem Muster konnte bisher kein Komplementärmuster gefunden werden.

Die relativ hohe Spontanaktivität bei der wachen Katze führt weiter dazu, daß wesentlich häufiger reizbedingte Hemmung als Steigerung der Entladung zu beobachten ist. Abbildung 11 zeigt einige typische Muster, bei denen während der ganzen Dauer des Reizes Entladungshemmung deutlich ist. Von narkotisierten Tieren sind solche Muster wesentlich seltener zu finden.

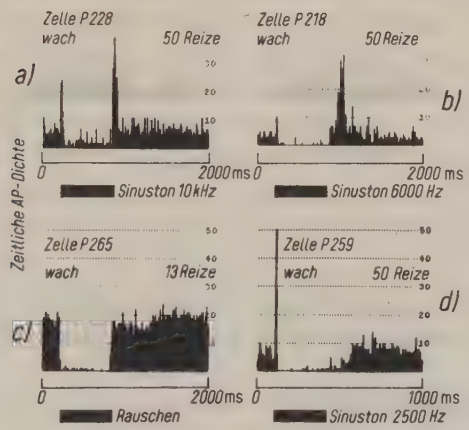

Abb. 11: Neuronale Entladungsmuster (Reizfolgehistogramme) aus dem Corpus geniculatum mediale der wachen Katze mit Entladungshemmung während der Dauer des Reizes. Die Reize sind zeitgerecht eingetragen. Die den einzelnen Histogrammen zugrunde liegende Anzahl der Reize ist jeweils angegeben.

Subtrahiert man von den Wachmustern der Abbildungen 10 und 11 die Spontanaktivität, die ja aus den Histogrammanteilen vor und nach dem Reiz zu erkennen ist, so ergäbe 10c, h, n und 11c überhaupt keine Reizantwort, 10g und 11d ergäben reine On-Entladung entsprechend Narkosemuster 10a; 10f, i und 11b ergäben reine Off-Entladung ent-

sprechend Narkosemuster 10l; 10k und 11a ergäben nur On-Off-Entladung. Dies erklärt den häufig an Narkosepräparaten erhobenen Befund, wonach in der Hörrinde und im Corpus geniculatum mediale ein Teil der Zellen akustisch nicht erregbar ist und besonders häufig nur Reizbeginn und Reizende beantwortet wird.

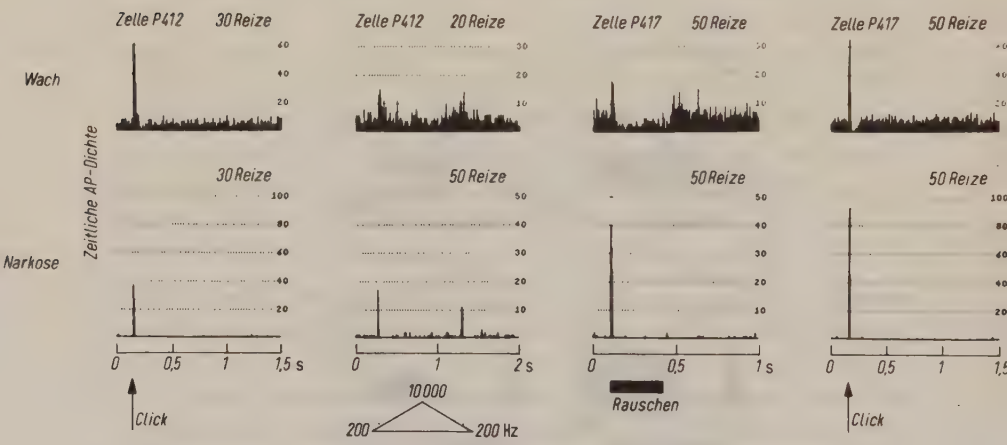

Abb. 12: Vergleich von Antwortmustern, die jeweils von ein und derselben Zelle erst von der wachen und danach von der narkotisierten Katze abgeleitet wurden. Die Anzahl der den einzelnen Histogrammen zugrunde liegenden Reize ist in den Teilbildern angegeben. Die Reize sind zeitgerecht eingetragen. Das unter der zweiten Spalte angegebene Reizsymbol soll Frequenzmodulation während der Dauer des Einzelreizes andeuten und die Frequenzänderungsrichtung, nämlich erst von 200 Hz bis 10 000 Hz und dann wieder zurück von 10 000 Hz bis 200 Hz, angeben.

In Abbildung 12 sind einige Antwortmuster zusammengestellt, die jeweils von ein und derselben Zelle zunächst von der wachen und danach von der narkotisierten Katze abgeleitet wurden. Hier wird z.B.

deutlich, wie bei der Zelle P 417 die Antwort auf Rauschreize von On-Entladung mit nachfolgender Dauerhemmung in eine reine On-Entladung übergeht. Es fällt dabei auf, daß die On-Entladung in Narkose größer ist als im wachen Zustand, ähnlich wie es vom Verhalten der evozierten Potentiale bekannt ist. Dieses Verhalten hängt allerdings von der Narkosetiefe ab.

Besonders bemerkenswert ist das Verhalten der Zelle P 412 auf frequenzmodulierte Reize. Die Narkoseantwort zeigt bei Aufwärtsmodulation nur beim Durchgang durch 1200 Hz, bei der Abwärtsmodulation nur beim Durchgang durch 1700 Hz Entladung. Berücksichtigt man noch die Latenzzeit, so ergeben sich noch weiter auseinanderliegende wirksame Frequenzdurchgänge. Die Erregung ist also abhängig von der Frequenzänderungsrichtung und ist scharf frequenzdurchgangsselektiv. Dies wird später ausführlicher dargestellt (S.37f). Hier fällt auf, daß die Erregungsmaxima bei Ableitung von der wachen Katze genau an derselben Stelle liegen, aber verwaschener sind.

Alle diese Histogramme aber zeigen das völlige Verschwinden der Spontanentladungen beim Übergang vom wachen Zustand zur Narkose.

Sowohl bei der narkotisierten als auch bei der wachen Katze fallen als Besonderheit des Corpus geniculatum mediale und der Rinde ungewöhnlich lange Latenzzeiten bzw. Nacheffekte auf. Abbildung 13 zeigt einige Beispiele. Zelle M 303 hat eine Off-Effekt-Latenz von mehr als 200 ms, M 408 hat eine On-Effekt-Latenz von mehr als 100 ms, bei M 405 dauert nach Reizende der Hemmeffekt mehr als 500 ms an und Zelle D 601 zeigt erst 500 ms nach Reizende Entladungen. Diese Zellen sind in Narkose untersucht worden. In der rechten Spalte der Abbildung 13 sind entsprechende Zeiten von Wachaufnahmen. Man muß dabei den Maßstab der Abszisse beachten. P 239 zeigt etwa 200 ms nach Reizende Nachentladung, bei P 275 vergehen etwa 200 ms ehe der Off-Effekt abgeklungen ist, bei P 223 dauert die Hemmung nach Reizende etwa 500 ms an, bei P 279 etwa 300 ms.

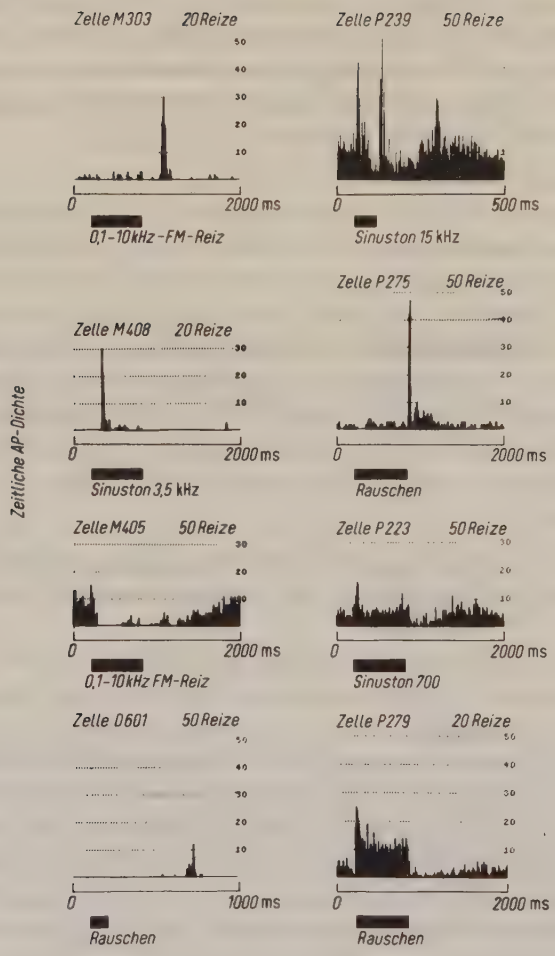

Abb. 13: Charakteristische Latenz- und Nacheffektzeiten in Antwortmustern von Zellen des Corpus geniculatum mediale. Die Reize sind zeitgerecht eingezeichnet, die den einzelnen Histogrammen zugrunde liegende Reizzahl ist jeweils angegeben.

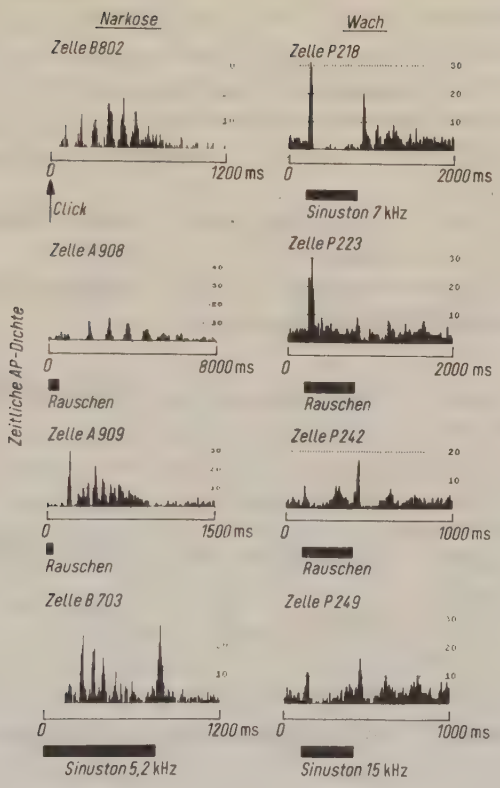

Abb. 14: Beispiele der für das Corpus geniculatum mediale charakteristischen Entladungsperiodik.
links: Antwortmuster von Narkosepräparaten mit deutlich ausgeprägter Periodik.
rechts: Antwortmuster von wachen Katzen, bei denen lediglich eine Tendenz zur Periodik naheliegt.
Jedem Histogramm liegen 50 Reize zugrunde.

Während diese langen Latenz- und Nachwirkzeiten sowohl an der narkotisierten als auch an der wachen Katze nachweisbar sind, konnte eine andere, an Narkosepräparaten gefundene, für das Corpus geniculatum

mediale charakteristische Besonderheit, eine reizbedingte Entladungsperiodizität mit 100 bis 200 ms Periodenlänge, bei der wachen Katze bisher nicht nachgewiesen werden. Abbildung 14 zeigt links solche Beispiele von der narkotisierten Katze, rechts sind einige Aufnahmen von der wachen Katze gezeigt, bei denen eine Tendenz zu derartigem Verhalten angenommen werden könnte.

Einfluß von Tonfrequenz und Reizintensität

Zu den Gemeinsamkeiten mit dem Verhalten der Zellen tieferer Kerne (jedoch nicht des Nervus cochlearis)*) gehört, daß sich die Antwortmuster wesentlich mit der Reizintensität und vor allem mit der Tonfrequenz ändern können. Die Abbildungen 15 bis 17 bringen dazu einige Beispiele. Abbildung 15 zeigt, wie das Antwortmuster einer Zelle über einen weiten Frequenzbereich (200 Hz bis 20 000 Hz) sehr verschiedene Formen annimmt. Bei der festen Intensität von -30 dB, bezogen auf 4 V_{ss} am Lautsprecher, reagiert die Zelle auf tiefe Töne nicht, wird dann zum "Dauerentlader"**) mit Maximum bei 400 Hz, geht zum "Dauerhemmer" über (Minimum: 6 kHz), zeigt dann zusätzlich On- und Off-Entladungen (Maximum: 7,5 kHz), schließlich nur noch On-Entladung ohne sichtbare Hemmung (8,5 kHz), bei 15 kHz sieht man nur

---

*) Durch einen Tonreiz kommt es im Nervus cochlearis immer zu einer während der Dauer des Reizes mehr oder weniger deutlichen Entladungssteigerung derart, daß es eine und nur eine Reizfrequenz gibt, die zu maximaler Entladungssteigerung führt. Für Frequenzen, die von der ausgezeichneten Frequenz abweichen, fällt die Entladungsdichte monoton mit dem Frequenzabstand von der Bestfrequenz. Bietet man dagegen gleichzeitig zwei Töne an, so kann es zur sogenannten Zweitonhemmung führen, d.h. obwohl jeder Tonreiz einzeln die Entladung steigert, kann die Antwort auf einen Tonreiz während der gleichzeitigen Applikation des zweiten Tones beliebig stark unterdrückt werden (27, 140, 229, 265, 266).

**) Kurzbezeichnung für "Erhöhte zeitliche Entladungsdichte während der ganzen Dauer des Reizes". Entsprechendes gilt für "Dauerhemmer".

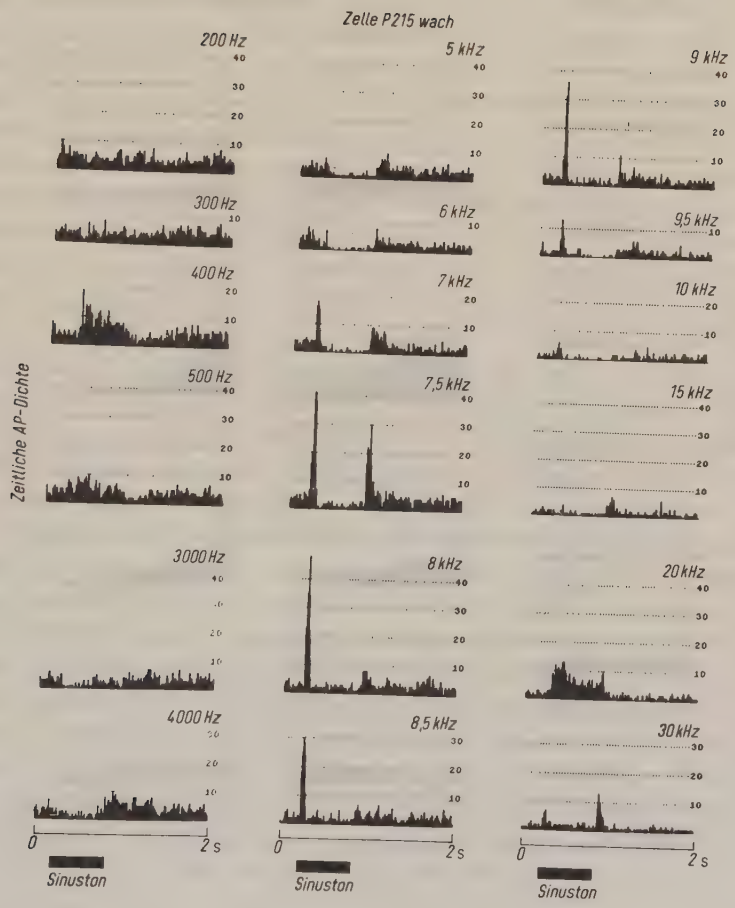

Abb. 15: Abhängigkeit des Antwortmusters von der Reizfrequenz (= Tonhöhe). Jedem Reizfolgehistogramm liegen 50 Reize zugrunde. Die Reize sind zeitgerecht eingetragen, die variierte Reizfrequenz ist jeweils angegeben. Die Reizintensität betrug -30 dB bezogen auf 4 V_{ss} am Lautsprecher.

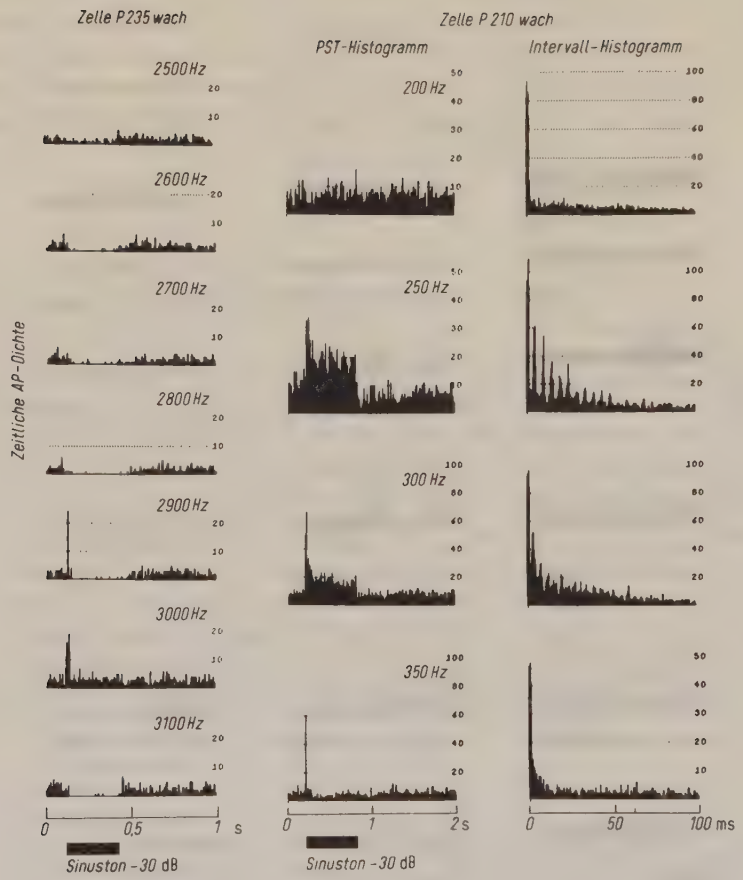

Abb. 16: Linkes Teilbild: Reizfolgehistogramm der Zelle P 235 für verschiedene Reizfrequenzen.

Rechtes Teilbild: 1. Spalte: Reizfolgehistogramm der Zelle P 210 für verschiedene Reizfrequenzen.
2. Spalte: Zugehörige synchron aufgenommene Intervallhistogramme.

Der Reiz ist zeitgerecht eingetragen. Die Tonfrequenzen sind jeweils angegeben. Jedem Histogramm liegen 50 Reize zugrunde. Die Intensität betrug -30 dB bezogen auf 4 V_{ss} am Lautsprecher.

noch Off-Entladung und schließlich zeigt die Zelle bei 20 kHz wieder Dauerentladung. In Abbildung 16 ist der gleiche Effekt für sehr kleine Frequenzänderungen dargestellt. Die Tonfrequenzen unterscheiden sich zum Beispiel bei Zelle P 210 (rechtes Teilbild) für aufeinanderfolgende Histogramme nur um je 50 Hz. Bei 200 Hz ist kein Reizerfolg zu sehen, bei 250 Hz schon maximale Dauerentladung, bei 300 Hz nur noch On-Entladung. Zusätzlich ist jeweils rechts neben den Reizfolgehistogrammen das zugehörige synchron aufgenommene Intervallhistogramm wiedergegeben. Diese Intervallhistogramme geben nur bei 250 Hz (Maximum der Dauerentladung) die Periode des Sinustones und ganze Vielfache davon wieder, für alle anderen Frequenzen sind sie unperiodisch.

Abbildung 17 zeigt am Beispiel der Zelle P 208, wie sich neben dem Einfluß der Tonfrequenz zusätzlich die Reizintensität auf das Antwortmuster auswirkt. In der linken Spalte bewirkt Frequenzänderung einen Übergang des Primary-like*)-Musters (Maximum bei 500 Hz) in das dazu komplementäre Entladungsmuster (1000 Hz), dann entsteht bei 1800 Hz ein Muster bestehend aus On-Entladung, nachfolgender kurzer Hemmung, dann stationäre Dauerentladung und schließlich Off-Hemmung, erreicht bei 2200 Hz ein Muster mit On-Hemmung, Off-Entladung und nachfolgender kurzer Hemmung und zeigt bei 4000 Hz Dauerhemmung. Das sind fünf verschiedene Antwortmuster ein und derselben Zelle. Variation der Reizintensität für eines der durch die Tonfrequenz bestimmten Muster zeigt weiter (rechte Spalte), wie selbst bei fester Tonfrequenz zusätzliche Musteränderungen durch die Intensität hervorgerufen werden. Bei -50 dB Dauerentladung, bei -40 dB Primary-like-Muster, bei -30 dB On-Entladung, danach kurze Hemmung, Dauerentladung, Off-Entladung und bei -20 dB das aus der Frequenzreihe von 2200 Hz bekannte Muster.

---

*) Dies ist das einzige Antwortmuster der Hörnervenfasern. Es besteht aus anfänglich überschießender Entladung (initialer overshoot), die dann allmählich (Adaptation) auf einen stationären Wert für die restliche Dauer des Reizes übergeht. Nach Reizende folgt eine kurze Hemmung der Spontanaktivität, die für Fasern des Nervus cochlearis auch in Narkose relativ groß ist.

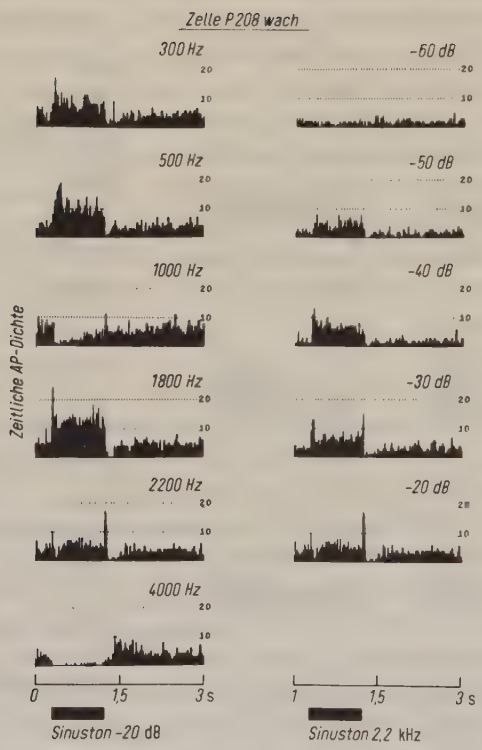

Abb. 17: Abhängigkeit des Antwortmusters der Zelle P 208 von der Reizfrequenz (= Tonhöhe) (links) und von der Reizintensität (rechts). Jedem Histogramm liegen 20 Reize zugrunde. Die variierten Reizparameter sind in den Teilbildern jeweils angegeben.

Die Veränderung der Antwortmuster in Abhängigkeit von der Reizfrequenz führt zur vielfältigen Struktur der Frequenzantwortkurven. Dies wird vielleicht am deutlichsten im Vergleich zu entsprechenden

Ergebnissen vom Nervus cochlearis, dessen Fasern stets das auf Seite 33 beschriebene Primary-like-Muster zeigen und grundsätzlich nur eine Bestfrequenz*) haben, so daß die Frequenzantwortkurve stets ein und nur ein Maximum aufweist (Abb. 18). Deshalb wäre für Fasern des Nervus cochlearis die Unterteilung der Analysezeit in On-, Dauer- und Off-Abschnitt nicht erforderlich.

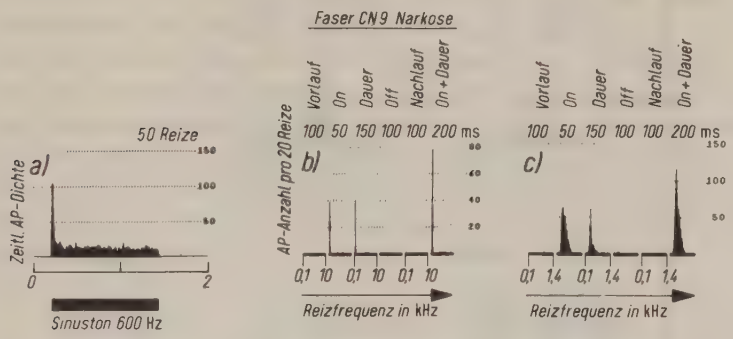

Abb. 18: a) Reizfolgehistogramm, b und c) zugehörige Frequenzantwortkurven für den Frequenzbereich 100 bis 10 000 Hz (b) bzw. von 100 bis 1400 Hz (c) einer Faser des Nervus cochlearis.

Demgegenüber sind die Frequenzantwortkurven von Neuronen des Corpus geniculatum mediale (ebenso wie von der Rinde 1, 81, 120, 153, 231) uneinheitlich. Es gibt solche, die nur eine Bestfrequenz, d.h. ein Maximum aufweisen (Abb. 19a, b) und es gibt solche, die mehrere Maxima entsprechend mehreren Bestfrequenzen haben (Abb. 19c, d).

---

*) s. Fußnote S. 30

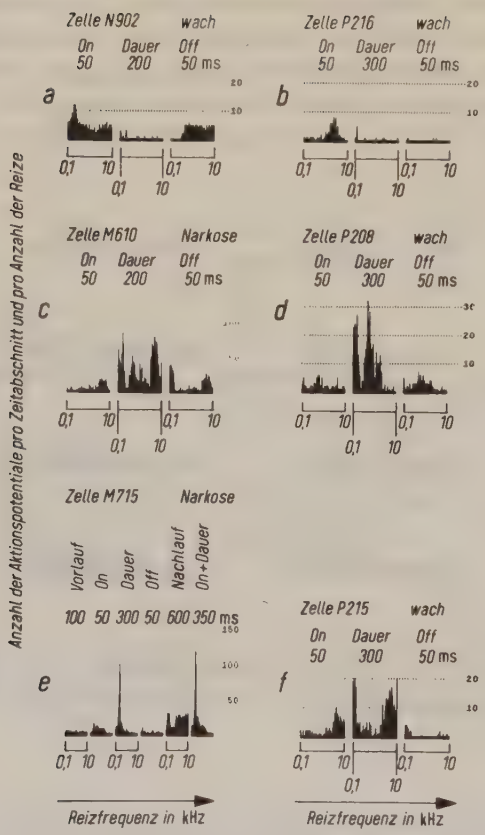

Abb. 19: Für das Corpus geniculatum mediale typische Frequenzantwortkurve einzelner Zellen. Die Dauer der einzelnen Zeitabschnitte ist jeweils angegeben. An den Abszissen ist der Frequenzbereich angegeben. Einzelheiten sind im Abschnitt "Methodik" S. 16f erläutert.

Anzahl der Reizserien für die einzelnen Frequenzantwortkurven:

a, b, e und f je	5
c	10
d	2

Manche Frequenzantwortkurven lassen das komplementäre Verhalten in den einzelnen Analyseabschnitten deutlich werden (Abb. 19e, f). Zelle M 715 ist spontanaktiv, wie man aus dem frequenzunabhängigen Verhalten im Abschnitt "Vorlauf" erkennt. Da der Abschnitt "Nachlauf" sechsmal so lang ist wie der Abschnitt "Vorlauf" (600 ms gegenüber 100 ms), ist dort auch die sechsfache Entladungshäufigkeit zu erwarten. Das stimmt gut und gleichmäßig bis auf den Frequenzbereich, der während der Dauer des Reizes zu maximaler Entladung führt. Für diese Frequenz erfolgt offensichtlich nach Reizende Hemmung und zwar mit einer Latenz, die größer als 50 ms ist, denn im Off-Abschnitt ist die Hemmung noch nicht zu sehen. Man kann außerdem erkennen, daß während der Reizdauer für Frequenzen oberhalb des Maximums Hemmung erfolgt, denn, da für diesen Abschnitt die Entladungen über 300 ms summiert werden, müßte die mittlere Entladungshäufigkeit den dreifachen Wert des Vorlaufabschnittes erreichen. Komplementäres Verhalten zwischen On- und Off-Erregung ist auch bei N 902 deutlich.

Die Wirkung frequenzmodulierter Reize (FM-Reize)

Häufig zeigen aber die Frequenzantwortkurven keine bevorzugten Frequenzen, und gerade dazu gehören dann oft sehr charakteristische Antwortmuster auf frequenzmodulierte Reize. Während nämlich die Zellen tieferer Hörbahnkerne äquivalente Muster auf frequenzmodulierte Reize (PST-Histogramm) und auf stationäre Tonfolgen (Frequenzantwortkurve) liefern, derart, daß das PST-Histogramm eines FM-Reizes aus der Frequenzantwortkurve vorhergesagt werden kann und umgekehrt, gilt das für viele Zellen im Corpus geniculatum mediale und in der Hörrinde nicht.

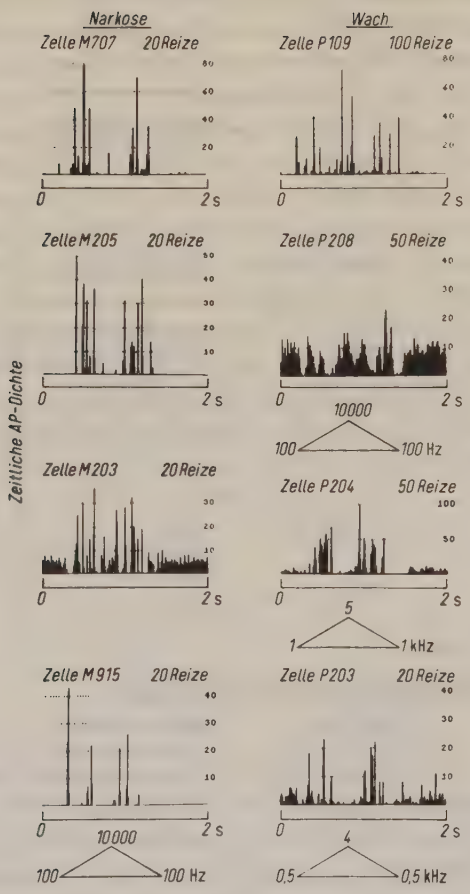

Abb. 20: Antwortmuster einzelner Zellen des Corpus geniculatum mediale auf frequenzmodulierte Reize. Das zeitgerecht eingezeichnete Reizsymbol soll die Frequenzänderungsrichtung, z.B. erst von 100 bis 10 000 Hz und dann wieder zurück von 10 000 Hz bis 100 Hz andeuten.

Abbildung 20 zeigt einige typische Reizfolgehistogramme (von wachen und von narkotisierten Katzen), für die während der Dauer des Einzelreizes die Reizfrequenz in der im Bild angegebenen Weise verändert wurde. Man muß dabei beachten, daß jedem Histogramm 20 bis 50 Reize gleicher Art zugrunde liegen. Ganz allgemein fällt die außerordentliche Präzision auf, mit der die Zellen beim Durchgang durch ganz definierte Frequenzbereiche antworten. In dieser Präzision stimmen alle gezeigten Muster überein, aber jede Zelle hat ein eigenes Muster, reagiert also auf andere Frequenzdurchgänge. Im Histogramm der Zelle P 208 sind anstelle der starken Entladungen bei bestimmten Frequenzdurchgängen fast ausschließlich ebenso scharf abgestimmte Hemmbereiche der relativ großen Spontanaktivität zu sehen. Auch für solche Antwortmuster sind also bei der wachen Katze häufig diese "Negativmuster" zu finden, ähnlich wie bei den Histogrammen zu stationären Reizen (Abb. 10).

Es fällt auf, daß diese Antwortmuster in der Regel von der Frequenzänderungsrichtung und von der Frequenzänderungsgeschwindigkeit abhängen (Abb. 21 und 22). Sie zeigen weiterhin eine Abhängigkeit von der Reizintensität (Abb. 23). Einige wenige, sehr einfache Muster lassen sich ähnlich wie bei den tieferen Kernen der Hörbahn aus der Frequenzantwortkurve erklären. Zum Beispiel zeigt die Frequenzantwortkurve in Abbildung 24a für den On-Abschnitt Erregung nur im oberen Frequenzbereich (etwa von 8 bis 10 kHz). Darunter ist im Reizfolgehistogramm (Abb. 24c) zu erkennen, daß die Reizantwort für das Erregungsmaximum der Frequenzantwortkurve aus On-Entladung, geringer Dauerhemmung und leichter Off-Entladung besteht.*) Das Reizfolgehistogramm (Abb. 24b) für FM-Reize zeigt ebenfalls nur beim Durchgang durch den oberen Frequenzbereich (8 bis 10 kHz) Entladungen und spiegelt so die Frequenzantwortkurve wieder; deshalb ist bis auf

---

*) Das Maximum im Abschnitt "Dauer" der Frequenzantwortkurve kommt dadurch zustande, daß das Zeitintervall für den On-Abschnitt mit 50 ms zu kurz gewählt war und deshalb On-Entladungen im Dauerabschnitt mitgezählt wurden.

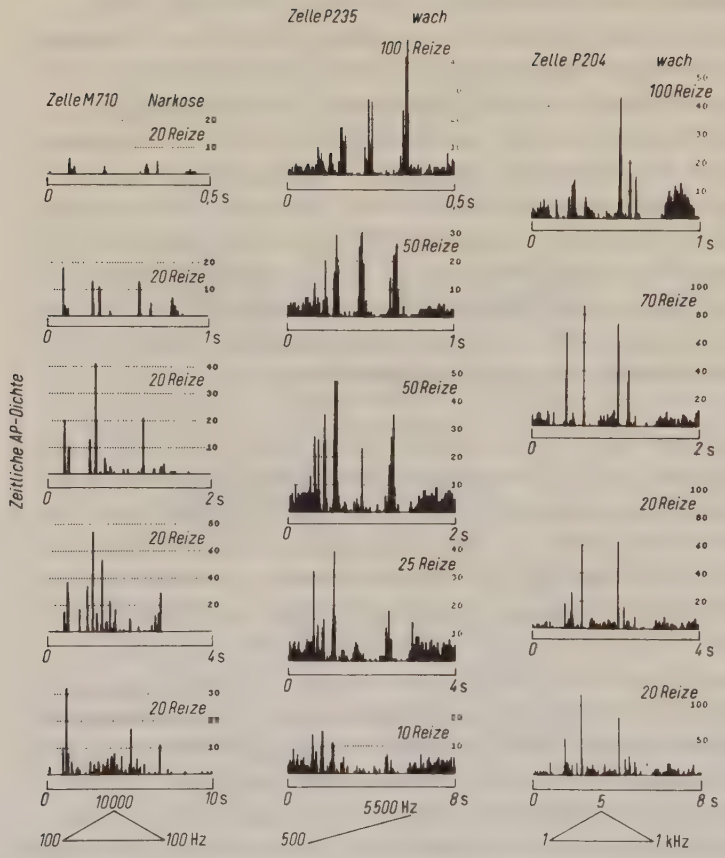

Abb. 21: Abhängigkeit des Entladungsmusters von der Frequenzänderungsgeschwindigkeit.

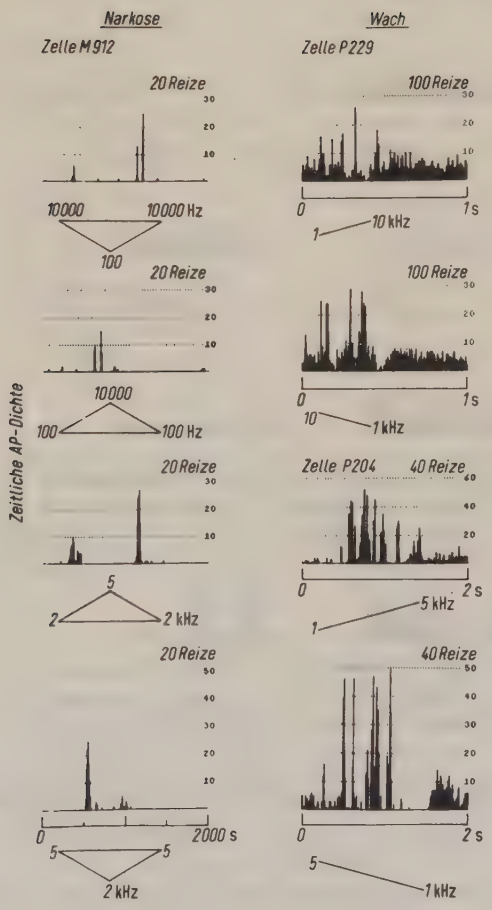

Abb. 22: Abhängigkeit der Entladungsmuster von der Frequenzänderungsrichtung.

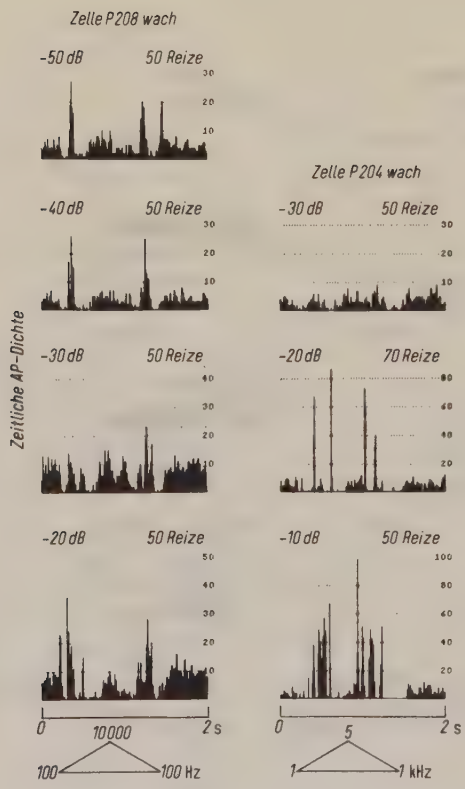

Abb. 23: Abhängigkeit der Entladungsmuster von der Reizintensität.

den Off-Effekt das FM-Reizfolgehistogramm symmetrisch entsprechend der symmetrischen Frequenzmodulation, d.h. die Erregung ist unabhängig von der Frequenzänderungsrichtung. Wie schon erwähnt, besteht in der Regel jedoch kein erkennbarer Zusammenhang zwischen der mit stationären Reizen gewonnenen Frequenzantwortkurve und der Antwort

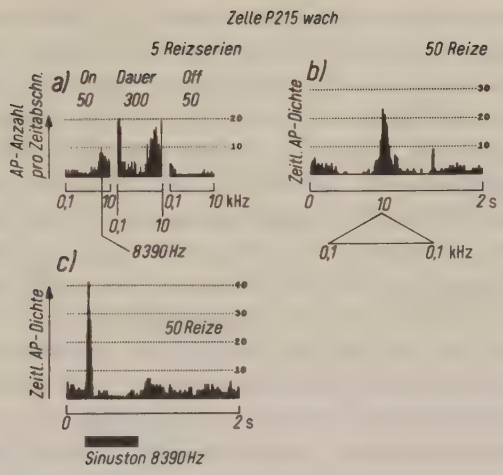

Abb. 24: a) Frequenzantwortkurve, b) Reizfolgehistogramm für frequenzmodulierte Reize und c) Reizfolgehistogramm für die Bestfrequenz aus der Frequenzantwortkurve einer Zelle des Corpus geniculatum mediale der wachen Katze. Reizintensität jeweils -30 dB bezogen auf 4 V_{ss} am Lautsprecher.

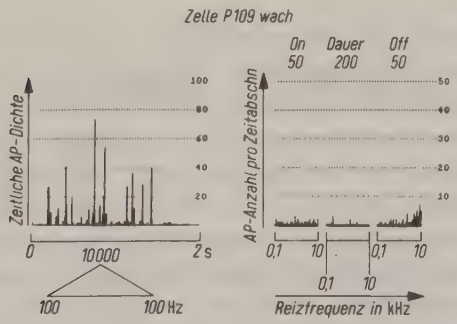

Abb. 25: Links: Reizfolgehistogramm für frequenzmodulierte Reize, rechts: zugehörige Frequenzantwortkurve einer Zelle des Corpus geniculatum mediale der wachen Katze. Reizintensität jeweils -30 dB bezogen auf 4 V_{ss} am Lautsprecher.

auf dynamische, frequenzmodulierte Reize, wie es ja schon aus der Abhängigkeit der Antwortmuster von der Frequenzänderungsrichtung notwendig folgt. Ein derartiges Beispiel ist in Abbildung 25 dargestellt. Die Frequenzantwortkurve der Zelle P 109 ist nahezu "leer". Die Zelle reagiert also auf stationäre Reize praktisch nicht. Das Reizfolgehistogramm für FM-Reize zeigt dagegen heftige Entladungen bei definierten Frequenzdurchgängen. Abbildung 26a zeigt die Frequenzantwortkurve und Reizfolgehistogramme einer Zelle (P 202) mit gerade umgekehrtem Verhalten. Die Zelle reagiert auf stationäre Reize und läßt in der Frequenzantwortkurve eindeutig eine Bestfrequenz bei 3160 Hz erkennen. Das Reizfolgehistogramm für Sinustonreize dieser Bestfrequenz zeigt in Übereinstimmung mit der Frequenzantwortkurve einen reinen On-Effekt. FM-Reize, die diese Bestfrequenz enthalten, nämlich sowohl 1-5-1 kHz als auch 5-3,16-5 kHz führen zu keiner Entladung, nur solche, die mit 3,16 kHz beginnen, lösen natürlich ebenso wie der stationäre Reiz von 3,16 kHz wieder die On-Entladung aus. Das Reizfolgehistogramm der Zelle P 239 (Abb. 26b, links) sieht demjenigen der Zelle P 215 (Abb. 24) sehr ähnlich, aber im Gegensatz zu P 215 zeigt P 239 auf FM-Reize beim Durchgang durch die betreffende Frequenz keine Erregung.

Es läßt sich also einer bestimmten Zelle nicht ein einziges Reizantwortmuster zuordnen, vielmehr hängt die Antwort auf stationäre Reize von Tonhöhe und Reizintensität ab, für frequenzmodulierte Reize hängt die Antwort von der Frequenzänderungsrichtung, von der Frequenzänderungsgeschwindigkeit und von der Intensität ab. Auf einen bestimmten Reiz antwortet die Zelle in der Regel jedoch mit einem definierten Erregungsmuster. Im Experiment beginnt man mit der Histogrammaufnahme für einen Reiz, untersucht dann das Verhalten auf andere Reize und wiederholt zur Kontrolle in regelmäßigen Zeitabständen immer wieder den ersten Reiz. Normalerweise erhält man dann im Rahmen biologischer Schwankungen für diesen Reiz immer das gleiche Histogramm, ja man kann so mit Vorbehalt eine verlorene Zelle wiederfinden. Schon bei Versuchen an narkotisierten Katzen fällt aber auf,

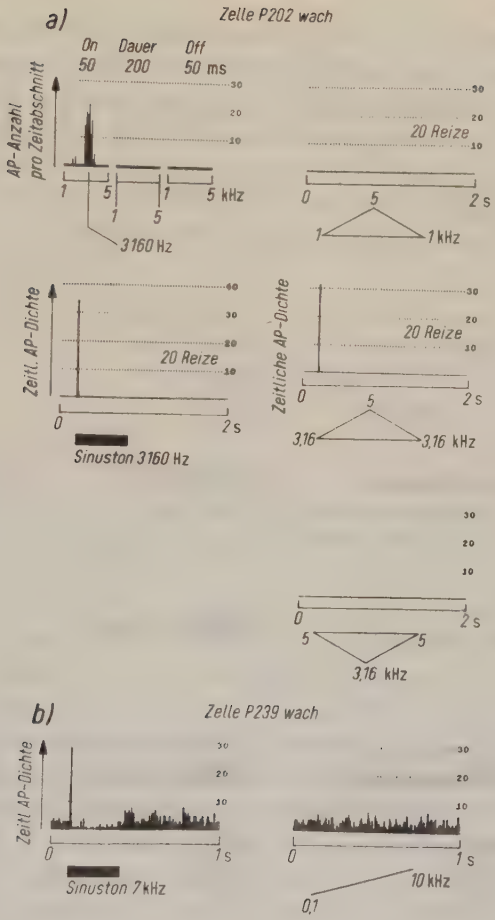

Abb. 26: a) Links: Frequenzantwortkurve einer Zelle aus dem Corpus geniculatum mediale, darunter Reizfolgehistogramm bei Reizung mit der aus der Frequenzantwortkurve bestimmten Bestfrequenz.

Rechts: Zugehörige Reizfolgehistogramme für verschiedene frequenzmodulierte Reize, die die Bestfrequenz enthalten.

Nur wenn der FM-Reiz mit der Bestfrequenz beginnt, antwortet die Zelle mit Entladungen.

b) Links: Reizfolgehistogramm der Zelle P 239 bei Reizung mit stationärem Sinuston von 7000 Hz.

Rechts: Reizfolgehistogramm der Zelle P 239 für frequenzmodulierte Reize (0,1 - 10 kHz). Beim Durchgang durch 7000 Hz erfolgt keine Entladung.

daß dies nicht immer so ist, daß vielmehr manchmal eine Zelle ihr Antwortmuster auf ein und denselben Reiz ändert, wobei aus dem Ableitbild auf dem Oszillographen mit Sicherheit ein Überwechseln der Ableitung auf eine andere Zelle auszuschließen ist. Dieses Phänomen ist an der wachen Katze noch häufiger zu beobachten. Es ist natürlich naheliegend, daß dies durch Einflüsse aus anderen Teilen des ZNS auf das akustische System zustandekommt.

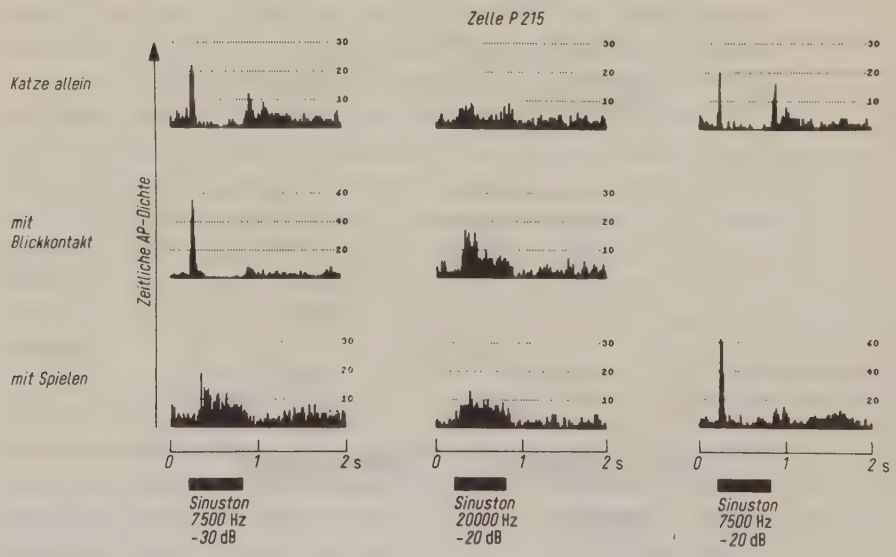

Abb. 27: Antwortmuster einer Zelle des Corpus geniculatum mediale der wachen Katze auf verschiedene Reize unter zusätzlichen Fremdreizeinwirkungen.

Einen Versuch, solche Einflüsse experimentell auszulösen, zeigen Abbildung 27 und 28. Während für alle anderen Ableitungen die Katze allein in der schallarmen Kammer in optisch eintöniger Umgebung war,

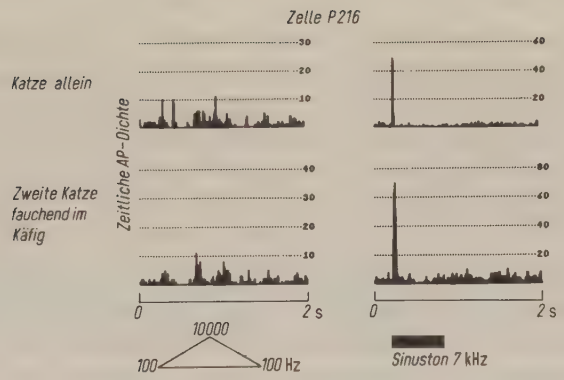

Abb. 28: Antwortmuster einer Zelle des Corpus geniculatum mediale der wachen Katze auf verschiedene Reize unter zusätzlichen Fremdreizeinwirkungen.

wurde nun während gleicher akustischer Reizgebung das Tier abgelenkt und zwar zunächst nur durch Blickkontakt, dann durch Spielen mit der Katze und schließlich, indem eine zweite, bösartig fauchende Katze (in einem kleinen Zusatzkäfig, um einen Kampf zu vermeiden) mit in den Versuchskäfig gebracht wurde. Dabei kann es zu völliger Änderung des Histogrammusters (Abb. 27, linke Spalte) oder auch nur zu unterschiedlicher Akzentuierung des gleichen Musters (Abb. 27, mittlere Spalte und Abb. 28, linke Spalte) kommen. In Abbildung 28 (rechte Spalte) sieht man eine deutliche Erhöhung der Spontanaktivität bei Anwesenheit der zweiten Katze bei gleichzeitig vergrößerter On-Entladung. Auch in Abbildung 27 (rechte Spalte) wird unter dem Zusatzreiz Spontanaktivität und On-Antwort vergrößert, während die Off-Entladung stark reduziert wird.

Anmerkungen zur Anatomie

Das Corpus geniculatum mediale der Katze scheint bei Nisslfärbung in zwei Unterkerne unterteilbar, die Pars principalis und die Pars magnocellularis, wobei die Pars principalis aus kleineren, dichter gepackten Zellen besteht, während für die Pars magnocellularis größere, weniger dicht gepackte Zellen kennzeichnend sind (3, 160, 206, 252).

Die Pars principalis grenzt dorsomedial an die hinteren Thalamuskerne, während sie ventromedial in den magnocellulären Teil übergeht. Die Pars principalis hat sowohl im Frontalschnitt als auch im Horizontalschnitt halbmondförmige Gestalt, wobei der konvexe Rand des Halbmondes die freie Oberfläche des Corpus geniculatum mediale bildet, seine konkave Begrenzung umfaßt die Pars magnocellularis. In den letzten Jahren wurden subtilere Beschreibungen des Corpus geniculatum mediale auf der Grundlage von Golgipräparaten neben den Nissl- und elektronen-mikroskopischen Untersuchungen von Morest veröffentlicht (209, 210, 211, 212).

Dabei zeigt sich, daß auf der Basis der Dendritenmuster der Golgi-Typ I-Zellen (Principalzellen) eine weitere Unterteilung der Pars principalis in einen ventralen und einen dorsalen Anteil möglich ist. Im ventralen Teil*) kommen nur büschelartige Dendritenanordnungen, im dorsalen nur strahlenartige vor, während in der Pars magnocellularis beide Muster vorhanden sind. Auch die Faserarchitektur ist unterschiedlich. Der ventrale Teil enthält dicke Axone (1 - 2,5 µm) und die Zellkörper sind von dichten Fasernestern umgeben. Dieser Faserplexus entspringt dem Brachium colliculi inferioris. Der dorsale Teil enthält einen dichten Plexus von dünnen (0,5 µm) Fasern, die diffus angeordnet sind. Der

---

*) Der ventrale Teil ist nach Morest in weitere Unterkerne gegliedert, nämlich in: Pars lateralis nuclei ventralis, Pars ovoidea nuclei ventralis, Nucleus ventrolateralis und die Zona marginalis.

ventrale Teil (Pars lateralis und Pars ovoidea) zeigt laminären Aufbau. Jedes Axon, das aus dem Brachium colliculi inferioris eintritt, läuft entlang einer ganzen solchen Lamina unter stetiger Abgabe von Collateralen, die an den proximalen Dendriten der Principalzellen mit großen Synapsen inserieren, so daß jede Zelle einer solchen Lamina Kontakt zu ein und demselben Axon hat. An den distalen Dendriten dieser Zellen inserieren feine descendierende corticothalamische Axone. Elektronen-mikroskopisch wurden noch weitere Synapsen beobachtet. Dabei handelt es sich um Synapsen zwischen den Dendriten der Golgi-Typ II-Zellen (s. Abb. 33) und den Principalzellen. Die Axone der Principalzellen des ventralen Teiles konnte Morest bis zur primären Hörrinde verfolgen.

Der dorsale Teil wird komplexer innerviert, dies entspricht wohl auch dem strahlenförmigen Dendritenmuster der Principalzellen. Auch Axone von Zellen, die medial vom Brachium colliculi inferioris liegen, und solche von Zellen aus der Pars magnocellularis bilden hier synaptische Verbindungen zu den Dendriten. Der dorsale Teil scheint also nicht nur Afferenzen aus der akustischen Bahn sondern auch aus anderen Sinnessystemen zu bekommen. Dies gilt aber vor allem für die Pars magnocellularis, die neben Afferenzen aus dem Colliculus inferior auch solche aus der medialen Schleife und vom Colliculus superior erhält. Ganz sicher gehören aber alle diese Unterkerne zum akustischen System, wie durch Läsionsversuche mit nachfolgender Degeneration eindeutig bewiesen wurde (28, 29, 51, 68, 148, 207, 208, 210, 211, 230, 232, 242, 245, 253, 308, 312, 313), auch wenn zusätzlich Verbindungen zu anderen Sinneskanälen*) bestehen (17, 38, 39, 52, 53, 54, 114, 195).

---

*) Auch elektrophysiologisch konnten zusätzlich Eingänge anderer Sinnesmodalitäten, vor allem für die Pars magnocellularis nachgewiesen werden. Bei Reizung peripherer Nerven konnten dort evozierte Potentiale abgeleitet werden (241, 303, 304, 305), ebenso wie nach vestibulärer Reizung (105, 196). Selbst multimodale sensorische Aktivierung einzelner Zellen wurde in der Pars magnocellularis beobachtet (299). Aber auch von den primären sensorischen Rindenbereichen, vor allem vom visuellen Cortex, sind ja Einflüsse anderer Sinnesmodalitäten bekannt (35, 70, 146, 149, 189, 219, 249, 268, 270).

In Abbildung 29 sind die Photographien von Horizontalschnitten des Corpus geniculatum mediale von einigen telemetrisch untersuchten Katzen wiedergegeben, aus denen die Lokalisation der Ableitelektrode zu ersehen ist.

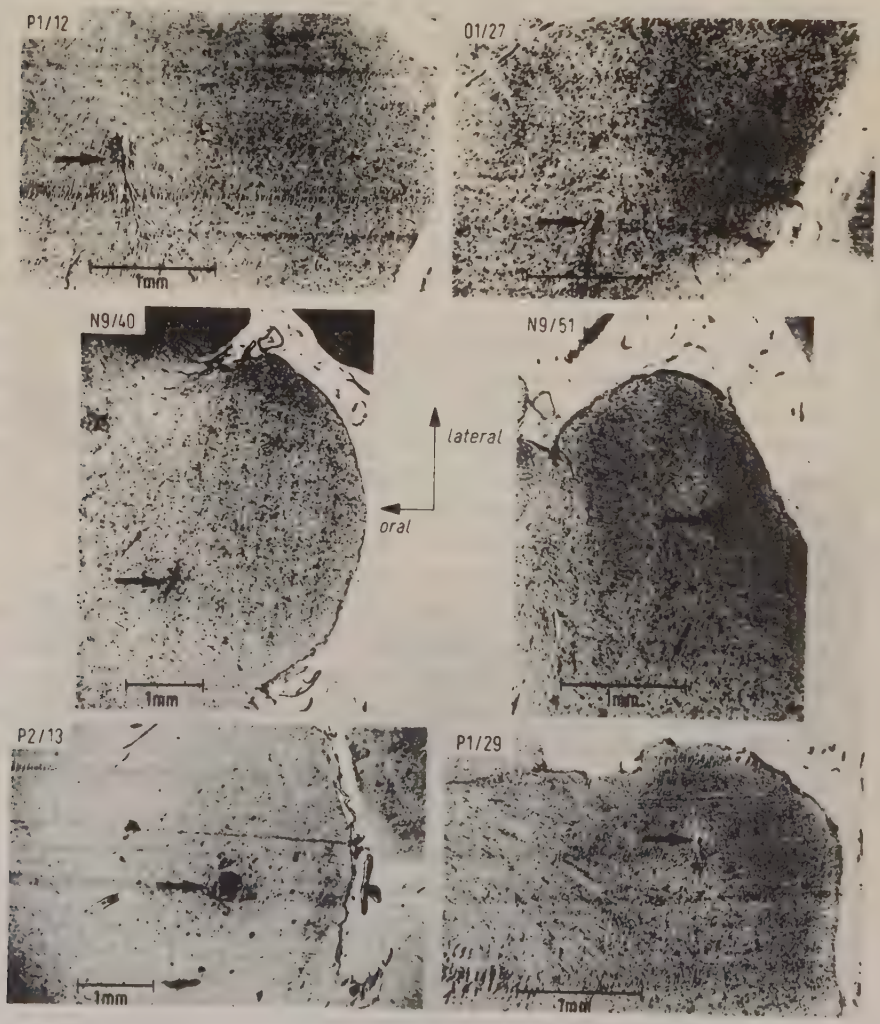

Abb. 29: Horizontalschnitte (Kresylviolett-Färbung) des Corpus geniculatum mediale einiger Katzen. Die Gewebereaktion auf die Irritation durch die Elektrode ist jeweils mit einem Pfeil markiert. Die Schnitthöhen sind unterschiedlich.

D i s k u s s i o n

Bei Mikroelektrodenuntersuchungen einzelner Zellen des Corpus geniculatum mediale narkotisierter Katzen fällt auf, daß zwar sowohl die gleichen Antwortmuster wiedergefunden werden, wie sie aus den tieferen Anteilen der Hörbahn schon bekannt sind, daß aber zusätzlich auch völlig neue Reizantwortmuster auftreten, die in tieferen Kernen der Hörbahn nicht vorkommen, die zum Teil dagegen in ähnlicher Form von Thalamuskernen anderer Sinnesbahnen (19, 20, 21, 22, 46, 47, 48, 71) und vor allem von der Hörrinde beschrieben sind (1, 2, 30, 42, 44, 73, 76, 79, 81, 96, 106, 118, 119, 120, 129, 136, 153, 156, 191, 247, 248, 279, 280, 290, 293, 300, 301, 310, 311).

Aus diesen geniculatum-spezifischen Reizantwortmustern können zwar noch keine sicheren Schlüsse hinsichtlich der funktionellen Bedeutung des Corpus geniculatum mediale gezogen werden, sie haben aber doch zu gewissen Vorstellungen angeregt, die im wesentlichen von Keidel inauguiert wurden (12, 15, 36, 43, 61, 137, 139, 150, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 174, 294).

Die typischen, in tieferen Kernen nicht vorkommenden Reizantwortmustereigenschaften und die daraus abgeleiteten Überlegungen zur funktionellen Bedeutung lassen sich kurz etwa so zusammenfassen:

1.) Die sonst übliche Form der Frequenzantwortkurven mit einem deutlich ausgeprägten Maximum für die Bestfrequenz ist kaum zu finden, und wenn sie auftritt, führt eine andere Reizintensität womöglich zum genauen Spiegelbild (302). Meistens zeigen die Frequenzantwortkurven jedoch mehrere Gipfel oder sie haben gar keine Frequenzabhängig-

keit, so daß der bis zum Colliculus inferior nachgewiesene tonotope Aufbau*) im Corpus geniculatum mediale nicht beobachtet werden kann. Manche Neurone reagieren dagegen heftig auf zusammengesetzte Reize (150), obwohl die betreffenden Reizkomponenten einzeln dargeboten keine Antwort auslösen. Diese Eigenschaften, nämlich mehrgipflige Frequenzantwortkurven und das Verhalten auf zusammengesetzte Reize, legen die Vorstellung nahe, daß die Frequenzdiskrimination**) schon unterhalb des Corpus geniculatum mediale stattfindet, wie das auch den Ergebnissen von Verhaltensversuchen nach Cortex-Ablation bzw. nach Unterbrechung der Brachia colliculorum inferiorum entspricht (49, 65, 66, 109, 110, 221), daß dagegen dieses Antwortverhalten mit der Erkennung natürlicher Reize***) insofern zusammenhängt, als bei natürlichen Reizen in der Regel mehrere Frequenzbereiche (Abb. 30) (z.B. die Formanten der Vokale) gleichzeitig wirksam sind. Isolierte Sinustöne, wie sie im Labor verwendet werden, kommen in der Natur nicht vor.

---

*) Eine solche Tonotopie ist zwar auch für die ventralen Anteile des Corpus geniculatum mediale beschrieben (13), doch wurden bei diesen Experimenten die über dem Geniculatum liegenden Großhirnanteile entfernt, so daß diese Befunde noch kritisch diskutiert werden (302), zumal der Einfluß der Rinde sogar auf die Variation evozierter Potentiale sehr deutlich ist (125) und von dem abgetragenen Bereich corticofugale efferente Verbindungen zum Thalamus bekannt sind (4, 64). Die neueren histologischen Untersuchungen von Morest lassen aber für ventrale Geniculatumanteile einen tonotopen Aufbau durchaus möglich erscheinen (s. S. 49).

**) Auch die Intensitätsdiskrimination scheint schon unterhalb des Corpus geniculatum mediale stattzufinden (221, 244, 261), wie ebenfalls aus Verhaltensversuchen nach Cortex-Ablation bzw. nach Unterbrechung der Brachia colliculorum inferiorum folgt.

***) Man beobachtet tatsächlich bei Neuronen des Corpus geniculatum mediale, die auf reine Sinustöne spärlich reagieren, häufig heftige Entladung selbst auf sehr leise natürliche Geräusche wie etwa Flüstern oder Rascheln.

2.) Es gibt relativ selten während stationärer Sinustonreize Dauerentladung, meistens erfolgen nur On- oder Off-Effekte. Frequenzmodulierte Reize führen dagegen häufig zu sehr charakteristischen Antwortmustern in Reizfolgehistogrammdarstellung mit ungewöhnlich scharfer Frequenzdurchgangsselektivität und ausgeprägter Abhängigkeit von der Frequenzänderungsrichtung und der Frequenzänderungsgeschwindigkeit. Auf stationäre Sinusreize reagieren solche Zellen häufig kaum. Nur ganz selten läßt sich wie bei den Zellen tieferer Hörbahnkerne ein Zusammenhang zwischen Frequenzantwortkurven und Reizfolgehistogrammen entsprechend frequenzmodulierter Reize finden. Dies könnte mit der Erkennung natürlicher Reize insofern zusammenhängen, als diese neben dem Zusammenwirken mehrerer Frequenzbereiche nahezu immer rasche Frequenzübergänge enthalten (Abb. 30).

3.) Es treten auffallend lange Latenzzeiten und Reiznachwirkungen auf. Diese können die Grundlage für die Abhängigkeit der Erregung von der Frequenzänderungsrichtung und Frequenzänderungsgeschwindigkeit bei frequenzmodulierten Reizen sein und könnten mit dem für die Erkennung natürlicher Reize erforderlichen Ultrakurzzeitgedächtnis*) zusammenhängen. Auch dies würde zu den Ergebnissen von Verhaltensversuchen passen (Fußnote S. 3).

4.) Es gibt Zellen, die eine besondere Form periodischer Entladungen insbesondere nach Reizende oder nach Clicks zeigen. Die Länge der Perioden liegt in der Größenordnung von 100 ms.

---

*) Damit ist das Gedächtnis gemeint, das z.B. zum Verständnis eines Wortes nötig ist, wozu man ja den Wortbeginn bis zum Wortende noch berücksichtigen muß, z.B. " S e s s e l " von " F e s s e l " zu unterscheiden.

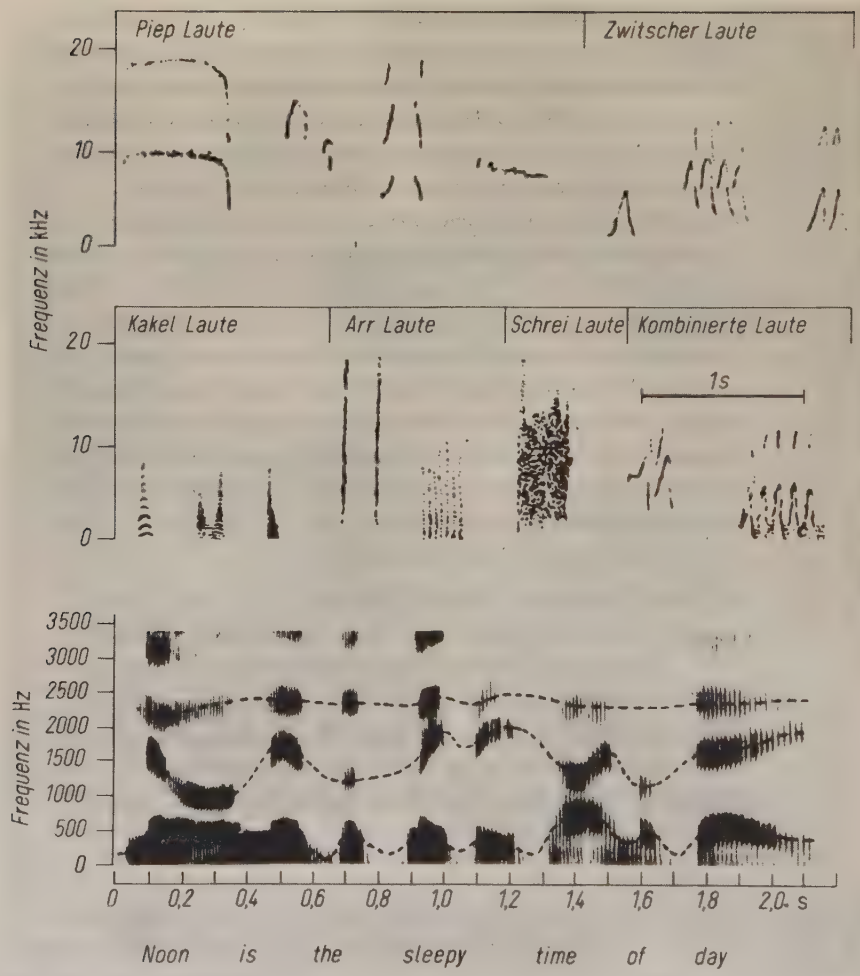

Abb. 30: Oben: Schallspektrogramm einiger Totenkopfaffenlaute (nach Winter 1968). Man sieht deutlich die gleichzeitige Kombination mehrerer Frequenzen und die Variation der Frequenz mit der Zeit.

Unten: Schallspektrogramm für den Satz "noon is the sleepy time of day" mit idealisierten Kurven für die ersten drei Sprachformanten (nach Flanagan 1965).

Von den tieferen Kernen der Hörbahn sind zwar verschiedene Entladungsperiodizitäten bekannt*), doch beschränken sie sich alle auf die Dauer des Reizes bzw. hören wenige Millisekunden nach Reizende auf oder gehören zur Spontanaktivität, und sie haben immer eine wesentlich kürzere Periodenlänge. Diese im Corpus geniculatum mediale beobachtete Periodizität, die bis zu mehreren Sekunden nach Reizende anhalten kann, und etwa der Frequenz des α-Rhythmus entspricht, wurde dagegen auch in den Thalamuskernen anderer Sinnesmodalitäten beobachtet (19, 20, 21, 22, 46, 47, 48). Ihre mögliche funktionelle Bedeutung läßt sich allein aus den Untersuchungen an narkotisierten Tieren nicht ableiten.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, zu untersuchen, ob diese charakteristischen Entladungsmuster auch bei der wachen Katze erhalten bleiben und damit die aus den Versuchsergebnissen von narkotisierten Tieren gewonnenen Vorstellungen zur funktionellen Bedeutung mit den Ergebnissen von wachen Katzen kompatibel sind, oder welche Änderungen gegenüber den Antwortmustern von narkotisierten Tieren auftreten.

Obwohl die Barbiturat-Narkose mit Sicherheit einen großen Einfluß auf die Erregungsvorgänge im Corpus geniculatum mediale hat, wie Webster und Aitkin 1971 am Verhalten der evozierten Potentiale im Geniculatum zeigen konnten (Abb. 31), wurden bei den Mikroelektrodenuntersuchungen

---

*) So zeigen die Fasern des Nervus cochlearis nach Clicks eine Periodik, die der Faserbestfrequenz entspricht und durch die gedämpfte Schwingung der Basilarmembran erklärt werden kann (176). Sinustonreizung kann bis zum Colliculus inferior und zu den Kernen der lateralen Schleife zu einer Entladung mit der Periodik des Sinusreizes oder ganzen Vielfachen (Untersetzung) davon führen (12, 15, 36, 43, 61, 137, 139, 150, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 174). Eine andere Periodik ist offenbar nicht mit der Reizperiode verknüpft, sondern eher eine feste Eigenschaft der untersuchten Zelle. Diese Form kommt sowohl als Reizantwort wie auch als Spontanaktivität vor (61, 152, 216).

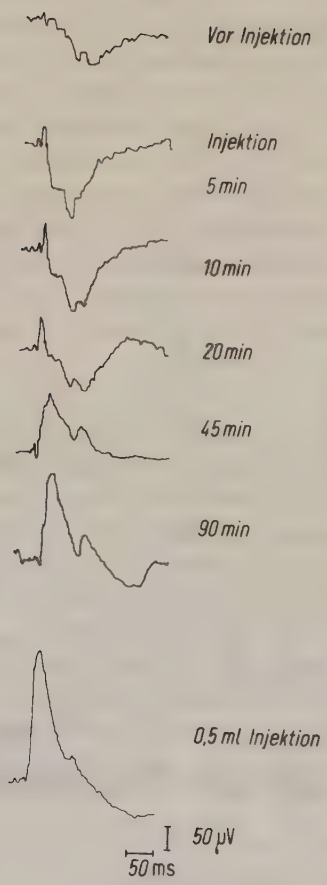

Abb. 31: Barbiturat-Einfluß auf ein vom Corpus geniculatum mediale abgeleitetes click-evoziertes Potential. Die Zeitdifferenz zwischen Injektion und Ableitung ist an den einzelnen Kurven angegeben (nach Webster und Aitkin 1971).

von der wachen Katze doch alle jene Muster wiedergefunden, auf die sich die kurz dargestellten Funktionsvorstellungen beziehen (Abb. 13: lange Latenzzeiten und lange Reiznachwirkungen; Abb. 19: mehrgipflige Frequenzantwortkurven; Abb. 20 - 26: charakteristische Antworten auf frequenzmodulierte Reize).

Auch die Antwort auf "natürliche Reize" in Form menschlicher Sprache würde sich gut mit den erwähnten Vorstellungen vertragen. Abbildung 32 zeigt in den ersten 3 Zeilen jeweils in 2 getrennten Spuren für den Reiz und die zugehörige Erregung (Aktionspotentialfolge), wie drei verschiedene Zellen auf die gleichen Worte "Fein", "Dein" und "Mein" unterschiedlich reagieren. Zelle P2S1 zeigt nur auf "Fein"

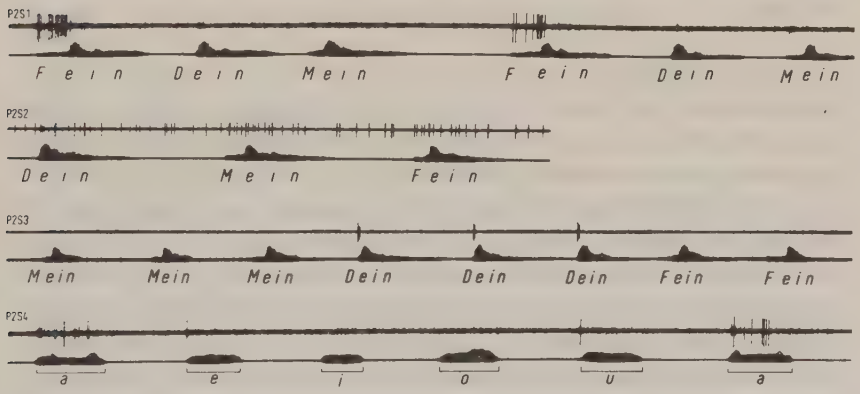

Abb. 32: Mikroelektrodenableitung und zugehörige Reizspur (jeweils zeitgerecht unter der Ableitespur) von vier verschiedenen Neuronen. Bei Reizung mit der gleichen Wortgruppe "Fein", "Dein", "Mein", reagiert P2S1 nur auf "Fein" und P2S3 nur auf "Dein" mit Aktionspotentialen, während P2S2 auf alle drei Wörter etwa gleichmäßig mit einer leichten Steigerung der Entladungsrate reagiert. Zelle P2S4 antwortet selektiv nur auf "a", nicht dagegen auf die vier anderen Vokale "e", "i", "o" und "u".

Entladungen, Zelle P2S3 zeigt nur auf "Dein" Entladungen, während Zelle P2S2 auf jeden Reiz in gleicher Weise mit leichter Entladungssteigerung reagiert. Es muß dazu erwähnt werden, daß diese Zellen auch auf die gleichen Buchstaben in der Wortmitte oder am Wortende reagierten. Beim Vorlesen eines Textes kam es bei Zelle P2S3 bei jedem "d" und "t" zu Entladungen, und zwar unabhängig von der Lautstärke (in sinnvollen Grenzen) und auch bei extrem verstellter Stimme (z.B. Fistelstimme). Nur ganz selten führten zusätzlich andere Verschlußlaute wie "k" und "p" zu Entladungen. Ähnlich war es bei Zelle P2S1, die übrigens auch nicht auf die Reibelaute "sch" und "s" reagierte.

Besonders deutlich ist das vokalselektive Verhalten der Zelle P2S4, die auf die Laute "a", "e", "i", "o", "u" nur bei "a" Entladungen zeigte.*)

Im allgemeinen werden solche Funktionen erst von der Rinde erwartet (76, 79, 96, 118, 120, 227, 300, 310, 311), von der auch ganz ähnliche Antwortmuster auf frequenzmodulierte Reize sowie mehrgipflige Frequenzantwort- bzw. Tuningkurven beschrieben sind. Neuerdings, angeregt von Winter und Funkenstein 1971, wurden auch Rindenneurone von wachen Tieren bei Reizung mit natürlichen Lauten**) untersucht und dabei in gewissem Maße reizselektives Verhalten gefunden. Dies spricht aber eigentlich nicht gegen die Hypothese von Keidel, nach der schon im Corpus geniculatum mediale die Verarbeitung natürlicher Reize von Vokal- und Konsonantcharakter erfolgt, denn es ist ja nicht verwunderlich, wenn die im Geniculatum entwickelten Antwortmuster in der unmittelbar nachfolgenden Station der Hörbahn, nämlich in der primären Hörrinde wieder erscheinen. Dahinzu kommt, daß der Neocortex in der Evolution relativ spät erworben wird, aber auch niedere Tiere species-eigene Laute, bzw. Laute, die Gefahr oder Futter bedeuten, erkennen können müssen.

---

*) Es ist vorgesehen, dies mit natürlichen Geräuschen, die für die Katze bedeutungsvoll sind, weiter zu untersuchen.

**) Die Untersuchungen wurden an Totenkopfaffen durchgeführt, als Reize dienten 12 verschiedene Totenkopfaffenlaute.

Besonders auffallende Unterschiede gegenüber den Ergebnissen von narkotisierten Katzen sind:

1.) Eine wesentlich höhere Spontanaktivität und deshalb auch wesentlich mehr Hemmuster (Abb. 10, 11, 12).

2.) Die Entladungsperiodik nach Reizende mit der charakteristischen Periode von etwa 100 ms konnte nicht mehr gefunden werden, sie erscheint zwar manchmal noch andeutungsweise, aber auch dann nur mit wesentlich weniger Perioden (Abb. 14).

3.) Häufig ändert sich das Entladungsmuster ein und derselben Zelle bei gleichbleibendem Reiz, vermutlich im Zusammenhang mit der Aufmerksamkeit (Abb. 27 und 28).

Die höhere Spontanaktivität bei der wachen Katze wurde in der letzten Zeit auch von anderen Teilen der Hörbahn berichtet, nämlich vom Colliculus inferior (36) und vom Nucleus cochlearis (85, 86). Auch dort führt sie dazu, daß bei der wachen Katze häufiger reizkorrelierte Hemmung zu beobachten ist als am Narkosepräparat. Evans konnte dabei für den Nucleus cochlearis dorsalis sogar zeigen, daß in Narkose Hemmung nicht nur wegen der geringeren Spontanaktivität seltener beobachtet werden kann, sondern daß auch die Hemmung selbst, vielleicht wegen zusätzlich erforderlicher brabituratempfindlicher Synapsen unterdrückt wird. Geringeres bzw. gehäuftes Auftreten von Hemmeffekten bedingt eventuell die Polaritätsumkehr der evozierten Potentiale (Abb. 31).

Allerdings ist die Spontanaktivität bei der wachen Katze auch für die einzelne Zelle keine konstante Größe, sie ändert sich vielmehr entsprechend dem allgemeinen Aktivitätsverhalten des Tieres, wie es für verschiedene Rindenbereiche (59, 87, 88, 89, 218, 228) ebenfalls berichtet wird. Dies führt zusammen mit der Inkonstanz der

Entladungsmuster auf gleiche Reize zu größerer Streuung bei der statistischen Auswertung und mag auch der Grund dafür sein, daß die Frequenzantwortkurven der wachen Katzen noch weniger scharf konturierte Maxima haben als diejenigen der narkotisierten Katzen. Sicher hängt die Inkonstanz der Reizantwort mit der Aufmerksamkeitszuwendung der Katze auf den Reiz zusammen. So konnten Hernández-Peón et al. 1956 zeigen, wie das durch Clicks evozierte Potential vom Nucleus cochlearis dorsalis durch olfaktorische oder visuelle Ablenkung unterdrückt werden kann und wiederkehrt, sobald die Ablenkung beseitigt ist. Aber auch die Habituation wirkt sich im wachen Zustand wesentlich deutlicher aus, ja sie kann sogar durch tiefe Narkose ausgeschaltet werden (132), so daß die Habituation als aktive Leistung vielleicht der Formatio reticularis angesehen werden darf (130, 133). Diese Effekte erschweren die statistische Untersuchung des Antwortverhaltens einzelner Zellen bei der wachen Katze, sie zeigen gleichzeitig die Grenzen der Aussagekraft von den bei Narkosepräparaten gewonnenen Ergebnissen auf.

Ein besonderes Problem stellt die 10 Hz-Periodik*) dar. Diese Periodik wurde schon von Bremer 1937, sowie Bremer und Bonnet 1959 von der Hörrinde und vom Corpus geniculatum mediale, von Adrian 1941, 1951 vom somatosensorischen Cortex und den zugehörigen Thalamuskernen beobachtet und später auch mit Mikroelektrodenuntersuchungen bestätigt (somatosensorische Thalamuskerne: 19, 20, 21, 22; Corpus geniculatum mediale: 9, 150, 151; Corpus geniculatum laterale: 46, 47, 48). Mit intrazellulären Ableitungen wurden entsprechende Hyperpolarisationen nachgewiesen (22), die offenbar die Periodizität bedingen. Auch nach Hirnstammdurchtrennung in Höhe der Colliculi (292) und nach Abtragung der Rinde (10, 19), bleibt diese Periodizität bestehen. Sie scheint demnach thalamuseigen zu sein und ist mit antidromer Reizung ebenfalls auslösbar. Aus der dabei auftretenden invariablen

---

*) Diese Periodendauer entspricht auffallend gut der Länge des Physiologischen Moments (173).

Latenzdifferenz - zwischen antidrom ausgelöster Erregung und Hyperpolarisation - von etwa 1,5 ms, wurde auf inhibitorische Interneurone geschlossen. Man nimmt an, daß Thalamusneurone (Projektionszellen), wenn sie erregt werden, über Collaterale von den thalamicorticalen Axonen ein System von thalamischen Interneuronen*) erregen, die rekurrent in den Projektionszellen ein inhibitorisches postsynaptisches Potential von etwa 100 ms Dauer erzeugen. Durch eine Art postanodale Erregung kommt es danach wieder zur Entladung und anschließend wieder zur Hemmung. Dieser Vorgang wiederholt sich immer wieder. Dabei soll ein Neuron immer mehrere Interneurone erregen und ein Interneuron mehrere Neurone hemmen, so daß lawinenartig gruppierte Entladungen entstehen, die sich auch als evozierte Potentiale ableiten lassen (298). Allmähliche Desynchronisation führt zum Erlöschen dieser Periodik.

Histologisch konnten auch Zellen nachgewiesen werden (212), die als die entsprechenden Interneurone in Frage kommen könnten (Abb. 33). Die Entladungsmuster solcher Interneurone wurden jedoch noch nicht gefunden. Diese Neurone müßten jeweils für die beobachtete Hemmdauer von etwa 100 ms Aktionspotentialfolgen erzeugen. Die funktionelle Bedeutung dieser Periodizität ist ebenfalls noch unbekannt. Es wird darüber diskutiert, ob diese hemmenden Zwischenneurone dafür sorgen, daß der Informationsfluß zur Rinde gestoppt wird, wenn nicht durch Aufmerksamkeitszuwendung die Zwischenneurone selbst gehemmt werden, wie dies etwa durch die Formatio reticularis (tonische Hemmung) erfolgen könnte (63, 243), eventuell aber auch durch den Einfluß der Rinde denkbar wäre**). Zu dieser Vorstellung

---

*) Die gleichen Vorgänge sind durch elektrische Reizung der Brachia colliculorum inferiorum wie durch antidrome Reizung der thalamicorticalen Axone auslösbar.

**) Guilbaud et al. 1972 konnten z.B. zeigen, daß durch Abtragung der entsprechenden Rindenbereiche jeweils in den zugehörigen Sinneskanälen die markanten Änderungen der evozierten Potentiale für verschiedene Schlaf- und Wachstadien völlig unterbleiben.

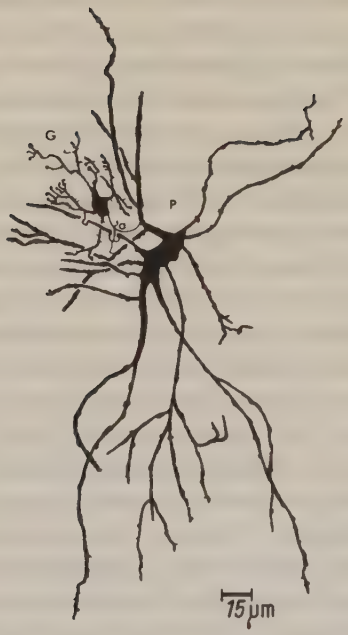

Abb. 33: Golgi-Typ II-Neuron (G) mit seinem Axon (a), das an Dendriten einer Principalzelle des Nucleus ventralis der Pars principalis des Corpus geniculatum mediale endet (nach Morest 1971).

würde es passen, daß bei den Ableitungen von der wachen Katze diese Periodizität nicht zu finden ist. Andeutungen der Periodizität (Abb. 14) könnten auf Gleichgültigkeit der Katze gegenüber den betreffenden Reizen beruhen.

So konnten mit der telemetrischen Untersuchung von der wachen, frei beweglichen Katze die Erregungsmuster einzelner Zellen bestätigt werden, die als Grundlage der von Keidel geprägten Funktionshypothese von narkotisierten Katzen gewonnen worden waren. Zugleich aber konnten auch deutliche Unterschiede zu den Ergebnissen von narkotisierten Tieren beobachtet werden, zu deren genauerer Abklärung weitere derartige Untersuchungen, möglichst mit gleichzeitiger Verhaltensüberwachung, besonders geeignet erscheinen, weil bei der dargestellten Methode wohl die vergleichbar geringste Beeinträchtigung der Versuchstiere stattfindet. Es ist auch daran gedacht, diese Methode für Untersuchungen der Rinde zu verwenden und dabei durch Benutzung zusammengesetzter Elektroden gleichzeitig (über verschiedene Kanäle) sowohl von einzelnen Zellen als auch von Zellkomplexen abzuleiten. Besonders bei der Ableitung von Zellkomplexen mit etwas größeren Elektroden wird mit großer Sicherheit ein und derselbe Zellverband über längere Zeit kontrollierbar bleiben, so daß womöglich auch Lerneffekte nachweisbar werden. Auch dabei ist es natürlich sinnvoll, zugleich das Verhalten der Versuchstiere zu beobachten.

Zusammenfassung

Von der wachen, frei beweglichen Katze wurde mit einem Miniatursender über mittels Mikrovorschub noch manipulierbare, implantierte Wolfram-Mikroelektroden die durch akustische Reize ausgelöste Antwort einzelner Zellen des Corpus geniculatum mediale untersucht und mit den von narkotisierten Katzen gewonnenen Ergebnissen verglichen.

Es zeigt sich, daß im wachen Zustand die Spontanaktivität auffallend größer ist als in Narkose und damit wesentlich häufiger reizbedingte Hemmung auftritt. Die Spontanaktivität ist dabei aber nicht konstant, sondern schwankt etwa mit der Aktivität der Katze. Auch die Reizantwort ist nicht so stabil wie in Narkose, sondern zeigt deutliche Habituationseinflüsse und es scheint sich die Aufmerksamkeitszuwendung der Katze bemerkbar zu machen. Die typische, thalamuseigene 10 Hz-Periodik konnte bei der wachen Katze nicht gefunden werden. Die Antwortflächen der Frequenzantwortkurven sind sehr breit, die Antwortmuster differieren dabei aber für unterschiedliche Frequenzbereiche außerordentlich stark. Auch eine der Reizperiodik entsprechende Entladungsperiodik konnte für einen sehr engen Frequenzbereich im Rahmen dieser Musteränderung beobachtet werden. Selbst bei fester Reizfrequenz ändert sich das Antwortmuster deutlich mit der Reizintensität, so daß die Antwortmuster ein und derselben Zelle eine bunte Vielfalt ergeben können. Sehr charakteristische, geniculatumspezifische Antwortmustereigenschaften aber sind sowohl in Narkose als auch bei der wachen Katze in gleicher Weise vorhanden, nämlich

1.) mehrgipflige Frequenzantwortkurven,

2.) lange Latenzzeiten und lange Reiznachwirkungen,

3.) außerordentlich präzise frequenzdurchgangsselektive Antwortmuster auf frequenzmodulierte Reize mit deutlicher Abhängigkeit von der Frequenzänderungsrichtung und der Frequenzänderungsgeschwindigkeit, wobei die Frequenzantwortkurven dieser Zellen für den gleichen Frequenzbereich keine entsprechende Frequenzabhängigkeit zeigen und die Antwort auf statische Reize oft nur sehr schwach ist, so daß die Reaktion auf Frequenzmodulation nicht aus der Frequenzantwortkurve vorhergesagt werden kann, wie das für tiefere Kerne die Regel ist.

Die mögliche funktionelle Bedeutung dieser Antwortmuster im Zusammenhang mit dem Aufbau natürlicher Reize sowie die 10 Hz-Periodik wurden diskutiert. Die Lokalisation der Ableitelektrode im Corpus geniculatum mediale wurde nachträglich histologisch gesichert.

Literaturverzeichnis

1.) Abeles, M. and Goldstein, M.H.Jr.: Functional architecture in cat primary auditory cortex: columnar organization and organization according to depth.
J. Neurophysiol. 33, 172-187 (1970)

2.) Abeles, M. and Goldstein, M.H.Jr.: Responses of single units in the primary auditory cortex of the cat to tones and to tone pairs.
Brain Research 42, 337-352 (1972)

3.) Ades, H.W.: Central auditory mechanisms.
In: Handbook of Physiology, Section 1;
Neurophysiology, Vol. 1;
Eds.: Field, J., Magoun, H.W. and Hall, V.E.,
Amer. Physiol. Soc., Washington D.C. 1959

4.) Adey, W.R., Segundo, J.P. and Livingston, R.B.: Corticifugal influences on intrinsic brainstem conduction in cat and monkey.
J. Neurophysiol. 20, 1-16 (1957)

5.) Adrian, E.D.: Afferent discharges to the cerebral cortex from peripheral sense organs.
J. Physiol. 100, 159-191 (1941)

6.) Adrian, E.D.: Rhythmic discharges from the thalamus.
J. Physiol. 113, 9P-10P (1951)

7.) Adrian, H.O., Lifschitz, W.M., Tavitas, R.J. and Galli, F.P.: Activity of neural units in medial geniculate body of cat and rabbit.
J. Neurophysiol. 29, 1046-1060 (1966)

8.) Aitkin, L.M.: Medial geniculate body of the cat: responses to tonal stimuli of neurons in medial division.
J. Neurophysiol. 36, 275-283 (1973)

9.) Aitkin, L.M., Dunlop, C.W. and Webster, W.R.: Click-evoked response patterns of single units in the medial geniculate body of the cat.
J. Neurophysiol. 29, 109-123 (1966)

10.) Aitkin, L.M. and Dunlop, C.W.: Interplay of excitation and inhibition in the cat medial geniculate body.
J. Neurophysiol. 31, 44-61 (1968)

11.) Aitkin, L.M. and Dunlop, C.W.: Inhibition in the medial geniculate body of the cat.
Exp. Brain Res. 7, 68-83 (1969)

12.) Aitkin, L.M., Anderson, D.J. and Brugge, J.F.: Tonotopic organization and discharge characteristics of single neurons in nuclei of the lateral lemniscus of the cat.
J. Neurophysiol. 33, 421-440 (1970)

13.) Aitkin, L.M. and Webster, W.R.: Tonotopic organization in the medial geniculate body of the cat.
Brain Research 26, 402-405 (1971)

14.) Aitkin, L.M. and Webster, W.R.: Medial geniculate body of the cat: organization and responses to tonal stimuli of neurons in the ventral division.
J. Neurophysiol. 35, 365-380 (1972)

15.) Aitkin, L.M., Fryman, S., Blake, D.W. and Webster, W.R.: Responses of neurones in the rabbit inferior colliculus. I. Frequency-specificity and topographic arrangement.
Brain Research 47, 77-90 (1972)

16.) Aitkin, L.M., Blake, D.W., Fryman, S. and Bock, G.R.: Responses of neurones in the rabbit inferior colliculus. II. Influence of binaural tonal stimulation.
Brain Research 47, 91-101 (1972)

17.) Altman, J. and Carpenter, M.B.: Fiber projections of the superior colliculus in the cat.
J. comp. Neurol. 116, 157-177 (1961)

18.) Altman, J.A., Syka, J. and Shmigidina, G.N.: Neuronal activity in the medial geniculate body of the cat during monaural and binaural stimulation.
Exp. Brain Res. 10, 81-93 (1970)

19.) Andersen, P.: Rhythmic 10/sec activity in the thalamus.
In: The Thalamus.
Eds.: Purpura, D.P. and Yahr, M.D.,
Columbia University Press, New York and London 1966

20.) Andersen, P. and Sears, T.A.: The role of inhibition in the phasing of spontaneous thalamocortical discharge.
J. Physiol. 173, 459-480 (1964a)

21.) Andersen, P., Brooks, C.M., Eccles, J.C. and Sears, T.A.: The ventro-basal nucleus of the thalamus: potential fields, synaptic transmission and excitability of both pre-synaptic and postsynaptic components.
J. Physiol. 174, 348-369 (1964b)

22.) Andersen, P., Eccles, J.C. and Sears, T.A.: The ventro-basal complex of the thalamus: types of cells, their responses and their functional organization.
J. Physiol. 174, 370-399 (1964c)

23.) Anderson, D.J., Rose, J.E., Hind, J.E. and Brugge, J.F.: Temporal position of discharges in single auditory nerve fibers within the cycle of a sine-wave stimulus: frequency and intensity effects.
J. Acoust. Soc. Amer. 49, 1131-1139 (1971)

24.) Andersson, S.A. and Manson, J.R.: Rhythmic activity in the thalamus of the unanaesthetized decorticate cat.
Electroenceph. clin. Neurophysiol. 31, 21-34 (1971a)

25.) Andersson, S.A., Holmgren, E. and Manson, J.R.: Synchronization and desynchronization in the thalamus of the unanaesthetized decorticate cat.
Electroenceph. clin. Neurophysiol. 31, 335-345 (1971b)

26.) Andersson, S.A., Holmgren, E. and Manson, J.R.: Localized thalamic rhythmicity induced by spinal and cortical lesions.
Electroenceph. clin. Neurophysiol. 31, 347-356 (1971c)

27.) Arthur, R.M., Pfeiffer, R.R. and Suga, N.: Properties of "two-tone inhibition" in primary auditory neurones.
J. Physiol. 212, 593-609 (1971)

28.) Avanzini, G., Manicia, D. and Pellicioli, G.: Ascending and descending connections of the insular cortex of the cat.
Arch. ital. Biol. 107, 696-714 (1969)

29.) Barnes, W.T., Magoun, H.W. and Ranson, S.W.: Ascending auditory pathway in the brainstem of monkey.
J. comp. Neurol. 79, 129-152 (1943)

30.) Barrett, T.W.: The response of auditory cortex neurons in cat to various parameters of acoustical stimulation.
Brain Research 28, 579-581 (1971)

31.) Barrett, T.W.: Information processing in the inferior colliculus of cat using high frequency acoustical stimulation and direct electrical stimulation of the osseous spiral laminae.
Behavioral Biol. 9, 189-220 (1973)

32.) Baru, A.V. and Karaseva, T.A.: The brain and hearing.
Hearing disturbances associated with local brain lesions.
Translated from Russian by Basil Haigh.
Neuropsychology. A series of special research reports.
Series editor: Luria, A.R.,
Consultants Bureau, New York-London 1972

33.) Baust, W., v. Baumgarten, R. und Hellner, K.A.: Drahtlos übertragene Mikroableitungen aus dem Gehirn der wachen, frei beweglichen Katze.
Pflügers Arch. 272, 400-406 (1961)

34.) Benevento, L.A. and Coleman, P.D.: Responses of single cells in cat inferior colliculus to binaural click stimuli: combinations of intensity levels, time differences and intensity differences.
Brain Research 17, 387-405 (1970)

35.) Bental, E., Dafny, N. and Feldman, S.: Convergence of auditory and visual stimuli in single cells in the primary visual cortex of unanaesthetized, unrestrained cats.
Exp. Neurol. 20, 341-351 (1968)

36.) Bock, G.R., Webster, W.R. and Aitkin, L.M.: Discharge patterns of single units in inferior colliculus of the alert cat.
J. Neurophysiol. 35, 265-277 (1972)

37.) Boudreau, C.J. and Tsuchitani, Ch.: Binaural interaction in the cat superior olive s-segment.
J. Neurophysiol. 31, 442-454 (1968)

38.) Bowsher, D.: Projection of the gracile and cuneate nuclei in Macaca mulatta. An experimental degeneration study.
J. comp. Neurol. 110, 135-155 (1958)

39.) Bowsher, D.: The termination of secondary somatosensory nerve cells within the thalamus of Macaca mulatta. An experimental degeneration study.
J. comp. Neurol. 117, 213-222 (1961)

40.) Bremer, F.: L'activité cérébrale au cours du sommeil et de la narcose. Contribution à l'étude du méchanisme du sommeil.
Bull. acad. méd. Belg. 2, 68-86 (1937)

41.) Bremer, F. and Bonnet, V.: Interprêtation des réactions rhythmiques prolongées des aires sensorielles de l'écorce cérébrale.
Electroenceph. clin. Neurophysiol. 2, 389-400 (1959)

42.) Brugge, J.F., Dubrovsky, N. and Rose, J.E.: Some discharge characteristics of single neurons in cats' auditory cortex.
Science 143, 14 (1964)

43.) Brugge, J.F., Anderson, D.J., Hind, J.E. and Rose, J.E.: Time structure of discharges in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey in response to complex periodic sounds.
J. Neurophysiol. 32, 386-401 (1969a)

44.) Brugge, J.F., Dubrovsky, N.A., Aitkin, L.M. and Anderson, D.J.: Sensitivity of single neurons in auditory cortex of cat to binaural tonal stimulation: effects of varying interaural time and intensity.
J. Neurophysiol. 32, 1005-1024 (1969b)

45.) Brugge, J.F., Anderson, D.J. and Aitkin, L.M.: Responses of neurons in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of cat to binaural tonal stimulation.
J. Neurophysiol. 33, 441-458 (1970)

46.) Burke, W. and Sefton, A.J.: Discharge patterns of principal cells and interneurones in lateral geniculate nucleus of rat.
J. Physiol. 187, 201-212 (1966a)

47.) Burke, W. and Sefton, A.J.: Recovery of responsiveness of cells of lateral geniculate nucleus of rat.
J. Physiol. 187, 213-229 (1966b)

48.) Burke, W. and Sefton, A.J.: Inhibitory mechanisms in lateral geniculate nucleus of rat.
J. Physiol. 187, 231-246 (1966c)

49.) Butler, R.A., Diamond, I.T. and Neff, W.D.: Role of auditory cortex in discrimination of changes in frequency.
J. Neurophysiol. 20, 108-120 (1957)

50.) Butler, R.A., Gerstein, G.L. and Erulkar, S.D.: Inhibitory phenomena in cat cochlear nucleus.
Fed. Proc. 26, 543 (1967)

51.) Carey, C.L. and Webster, D.B.: The projections of the inferior colliculus in the kangaroo rat.
Anat. Rec. 169, 289 (1971)

52.) Carpenter, M.B.: Lesions of the fastigial nuclei in the rhesus monkey.
Amer. J. Anat. 104, 1-33 (1959)

53.) Carpenter, M.B.: Experimental anatomical-physiological studies of the vestibular nerve and cerebellar connections.
In: Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems.
Eds.: Rasmussen, G.L. and Windle, W.F.,
Charles C. Thomas, Springfield Ill. 1960

54.) Carpenter, M.B., Brittin, G.M. and Pines, J.: Isolated lesions of the fastigial nuclei in the cat.
J. comp. Neurol. 109, 65-89 (1959)

55.) Clopton, B.M. and Winfield, J.A.: Tonotopic organization in the inferior colliculus of the rat.
Brain Research 56, 355-358 (1973)

56.) Comis, S.D.: Centrifugal inhibitory processes affecting neurones in the cat cochlear nucleus.
J. Physiol. 210, 751-760 (1970)

57.) Comis, S.D. and Whitfield, I.C.: Centrifugal excitation and inhibition in the cochlear nucleus.
J. Physiol. 188, 34-35 (1967)

58.) Comis, S.D. and Whitfield, I.C.: Influence of centrifugal pathways on unit activity in the cochlear nucleus.
J. Neurophysiol. 31, 62-68 (1968)

59.) Creutzfeldt, O. and Jung, R.: Neuronal discharge in the cat's motor cortex during sleep and arousal.
In: The Nature of Sleep.
Eds.: Wolstenholme, G.E.W. and O'Connor, M.,
J. & A. Churchill Ltd., London 1961

60.) David, E., Finkenzeller, P., Kallert, S. und Keidel, W.D.: Die mit Mikroelektroden ableitbare Reaktion einzelner Elemente des colliculus inferior und des corpus geniculatum mediale auf akustische Reize verschiedener Form und verschiedener Intensität.
Pflügers Arch. 299, 83-93 (1968)

61.) David, E., Finkenzeller, P., Kallert, S. und Keidel, W.D.: Reizfrequenzkorrelierte "untersetzte" neuronale Entladungsperiodizität im colliculus inferior und im corpus geniculatum mediale.
Pflügers Arch. 309, 11-20 (1969)

62.) David, E., Finkenzeller, P., Kallert, S. und Keidel, W.D.: Beiträge höherer Hörbahnanteile der Katze zur Mustererkennung.
In: Zeichenerkennung durch biologische und technische Systeme.
Hrsg.: Grüsser, O.-J. und Klinke, R.,
Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1971

63.) Desmedt, J.E. and Mechelse, K.: Suppression of acoustic input by thalamic stimulation.
Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 99, 772-775 (1958)

64.) Desmedt, J.E. and Mechelse, K.: Corticofugal projections from temporal lobe in cat and their possible role in acoustic discrimination.
J. Physiol. 147, 17-18 (1959)

65.) Diamond, I.T.: The sensory neocortex.
In: Contributions to Sensory Physiology; Volume 2.
Ed.: Neff, W.D.,
Academic Press, New York and London 1967

66.) Diamond, I.T. and Neff, W.D.: Ablation of temporal cortex and discrimination of auditory patterns.
J. Neurophysiol. 20, 300-315 (1957)

67.) Diamond, I.T., Goldberg, J.M. and Neff, W.D.: Tonal discrimination after ablation of auditory cortex.
J. Neurophysiol. 25, 223-235 (1962)

68.) Diamond, I.T., Jones, E.G. and Powell, T.P.S.: The projection of the auditory cortex upon the diencephalon and brain stem in the cat.
Brain Research 15, 305-340 (1969)

69.) Dunlop, C.W., Itzkowic, D.J. and Aitkin, L.M.: Tone-burst response patterns of single units in the cat medial geniculate body.
Brain Research 16, 149-164 (1969)

70.) Ebersole, J.S. and Galambos, R.: Modification of the cortical click-evoked response during eye movement in cats.
Electroenceph. clin. Neurophysiol. 26, 273-279 (1969)

71.) Eccles, J.C.: Properties and functional organization of cells in the ventrobasal complex of the thalamus.
In: The Thalamus.
Eds.: Purpura, D.P. and Yahr, M.D.,
Columbia University Press, New York and London 1966

72.) Erulkar, S.D.: The responses of single units of the inferior colliculus of the cat to acoustic stimulation.
Proc. Roy. Soc. B. 150, 336-355 (1959)

73.) Erulkar, S.D., Rose, J.E. and Davies, P.W.: Single unit activity in the auditory cortex of the cat.
Bull. Johns Hopk. Hosp. 99, 55-86 (1956)

74.) Erulkar, S.D., Gerstein, G.L. and Butler, R.A.: Transmembrane potentials from cat cochlear nucleus in response to pure and frequency-modulated (FM) tonal stimuli.
Fed. Proc. 25, 1533 (1966)

75.) Erulkar, S.D., Butler, R.A. and Gerstein, G.L.: Excitation and inhibition in cochlear nucleus. II. Frequency modulated tones.
J. Neurophysiol. 31, 537-548 (1968)

76.) Evans, E.F.: Upper and lower levels of the auditory system. A contrast of structure and function.
In: Neural Networks.
Ed.: Caianiello, E.R.,
Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1968

77.) Evans, E.F.: Narrow 'tuning' of cochlear nerve fibre responses in the guinea pig.
J. Physiol. 206, 14-15P (1970)

78.) Evans, E.F.: Narrow 'tuning' of the responses of cochlear nerve fibres emanating from the exposed basilar membrane.
J. Physiol. 208, 75-76P (1970)

79.) Evans, E.F.: Central mechanisms relevant to the neural analysis of simple and complex sounds.
In: Zeichenerkennung durch biologische und technische Systeme.
Hrsg.: Grüsser, O.-J. und Klinke, R.,
Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1971

80.) Evans, E.F.: The frequency response and other properties of single fibres in the guinea pig cochlear nerve.
J. Physiol. 226, 263-287 (1972)

81.) Evans, E.F. and Whitfield, I.C.: Classification of unit responses in the auditory cortex of the unanesthetized and unrestrained cat.
J. Physiol. 171, 476-493 (1964)

82.) Evans, E.F., Ross, H.F. and Whitfield, I.C.: The spatial distribution of unit characteristic frequency in the primary auditory cortex of the cat.
J. Physiol. 179, 238-247 (1965)

83.) Evans, E.F. and Nelson, P.G.: Responses of neurones in cat cochlear nucleus to modulated tonal stimuli.
J. Acoust. Soc. Amer. 40, 1275-1276 (1966a)

84.) Evans, E.F. and Nelson, P.G.: Behaviour of neurones in cochlear nucleus under steady and modulated tonal stimulation.
Fed. Proc. 25, 463 (1966b)

85.) Evans, E.F. and Nelson, P.G.: The responses of single neurones in the cochlear nucleus of the cat as a function of their location and the anaesthetic state.
Exp. Brain Res. 17, 402-427 (1973a)

86.) Evans, E.F. and Nelson, P.G.: On the relationship between the dorsal and ventral cochlear nucleus.
Exp. Brain Res. 17, 428-442 (1973b)

87.) Evarts, E.V.: Effects of sleep and waking on activity of single units in the unrestrained cat.
In: The Nature of Sleep.
Eds.: Wolstenholme, G.E.W. and O'Connor, M.,
Churchill, London 1961

88.) Evarts, E.V.: Activity of neurons in visual cortex of the cat during sleep with low voltage fast EEG activity.
J. Neurophysiol. 25, 812-816 (1962)

89.) Evarts, E.V.: Temporal patterns of discharge of pyramidal tract neurons during sleep and waking in the monkey.
J. Neurophysiol. 27, 152-171 (1964)

90.) Feldman, S. and Dafny, N.: Acoustic responses in the hypothalamus.
Electroenceph. clin. Neurophysiol. 25, 150-159 (1968)

91.) Fernald, R.D. and Gerstein, G.L.: Response of cat cochlear nucleus neurons to frequency and amplitude modulated tones.
Brain Research 45, 417-435 (1972)

92.) Fex, J.: Auditory activity in centrifugal and centripetal cochlear fibres in cat.
Acta physiol. scand. 55, Suppl. 189, 1-68 (1962)

93.) Flanagan, J.L.: Speech analysis synthesis and perception.
Kommunikation und Kybernetik in Einzeldarstellungen; Band 3.
Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1965

94.) Frishkopf, L.S.: Excitation and inhibition of primary auditory neurones in the little brown bat.
J. Acoust. Soc. Amer. 36, 1016A (1964)

95.) Frishkopf, L.S. and Goldstein, M.H.Jr.: Responses to acoustic stimuli from single units in the eighth nerve of the bullfrog.
J. Acoust. Soc. Amer. 35, 1219-1228 (1963)

96.) Funkenstein, H.H., Nelson, P.G., Winter, P., Wollberg, Z. and Newman, J.D.: Unit responses in auditory cortex of awake squirrel monkeys to vocal stimulation.
In: Physiology of the Auditory System.
Ed.: Sachs, M.B.,
National Educational Consultants, Baltimore, Md. 1971

97.) Galambos, R.: Microelectrode studies on medial geniculate body of cat. III. Response to pure tones.
J. Neurophysiol. 15, 381-400 (1952)

98.) Galambos, R.: Suppression of auditory nerve activity by stimulation of efferent fibers to cochlea.
J. Neurophysiol. 19, 424-437 (1956)

99.) Galambos, R.: Studies of the auditory system with implanted electrodes.
In: Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems.
Eds.: Rasmussen, G.L. and Windle, W.F.,
Charles C. Thomas, Springfield, Ill. 1960

100.) Galambos, R. and Davis, H.: The response of single auditory nerve fibers to acoustic stimulation.
J. Neurophysiol. 6, 39-57 (1943)

101.) Galambos, R. and Davis, H.: Inhibition of activity in single auditory nerve fibers by acoustic stimulation.
J. Neurophysiol. 7, 287-303 (1944)

102.) Galambos, R., Rose, J.E., Bromiley, R.B. and Hughes, J.R.: Microelectrode studies on medial geniculate body of cat. II. Response to clicks.
J. Neurophysiol. 15, 359-380 (1952)

103.) Galambos, R., Schwartzkopff, J. and Rupert, A.: Microelectrode study of superior olivary nuclei.
Amer. J. Physiol. 197, 527-536 (1959)

104.) Geisler, C.D., Rhode, W.S. and Hazelton, D.W.: Responses of inferior colliculus neurons in the cat to binaural acoustic stimuli having wide-band spectra.
J. Neurophysiol. 32, 960-974 (1969)

105.) Gernandt, B.: Midbrain activity in response to vestibular stimulation.
Acta physiol. scand. 21, 73-81 (1950)

106.) Gerstein, G.L. and Kiang, N.Y-S.: Responses of single units in the auditory cortex.
Exp. Neurol. 10, 1-18 (1964)

107.) Gerstein, G.L., Butler, R.A. and Erulkar, S.D.: Excitation and inhibition in cochlear nucleus. I. Tone-burst stimulation.
J. Neurophysiol. 31, 526-536 (1968)

108.) Glattke, T.J.: Unit responses of the cat cochlear nucleus to amplitude-modulated stimuli.
J. Acoust. Soc. Amer. 45, 419-425 (1969)

109.) Goldberg, J.M. and Neff, W.D.: Frequency discrimination after bilateral section of the brachium of the inferior colliculus.
J. comp. Neurol. 116, 265-290 (1961a)

110.) Goldberg, J.M. and Neff, W.D.: Frequency discrimination after bilateral ablation of cortical auditory areas.
J. Neurophysiol. 24, 119-128 (1961b)

111.) Goldberg, J.M., Smith, F.D. and Adrian, H.O.: Response of single units of the superior olivary complex of the cat to acoustic stimuli: laterality of afferent projections.
Anat. Record 145, 232 (1963)

112.) Goldberg, J.M., Adrian, H.O. and Smith, F.D.: Response of neurons of the superior olivary complex of the cat to acoustic stimuli of long duration.
J. Neurophysiol. 27, 706-749 (1964)

113.) Goldberg, J.M. and Greenwood, D.D.: Response of neurons of the dorsal and posteroventral cochlear nuclei of the cat to acoustic stimuli of long duration.
J. Neurophysiol. 29, 72-93 (1966)

114.) Goldberg, J.M. and Moore, R.Y.: Ascending projections of the lateral lemniscus in the cat and the monkey.
J. comp. Neurol. 129, 143-155 (1967)

115.) Goldberg, J.M. and Brown, P.B.: Functional organization of the dog superior olivary complex: an anatomical and electrophysiological study.
J. Neurophysiol. 31, 639-656 (1968)

116.) Goldberg, J.M. and Brown, P.B.: Response of binaural neurons of dog superior olivary complex to dichotic tonal stimuli: some physiological mechanisms of sound localization.
J. Neurophysiol. 32, 613-636 (1969)

117.) Goldstein, J.L., Baer, T. and Kiang, N.Y-S.: A theoretical treatment of latency, group delay, and tuning characteristics for auditory-nerve responses to clicks and tones.
In: Physiology of the Auditory System.
Ed.: Sachs, M.B.,
National Educational Consultants, Baltimore, Md. 1971

118.) Goldstein, M.H.Jr., Hall, J.L.II and Butterfield, B.O.: Single-unit activity in the primary auditory cortex of unanesthetized cats.
J. Acoust. Soc. Amer. 43, 444-455 (1968)

119.) Goldstein, M.H.Jr., Abeles, M., Daly, R.T. and McIntosh, J.: Functional architecture in cat primary auditory cortex: tonotopic organization.
J. Neurophysiol. 33, 172-197 (1970)

120.) Goldstein, M.H.Jr., de Ribaupierre, F. and Yeni-Komshian, G.H.: Cortical coding of periodicity pitch.
In: Physiology of the Auditory System.
Ed.: Sachs, M.B.,
National Educational Consultants, Baltimore, Md. 1971

121.) Greenwood, D.D. and Maruyama, N.: Excitatory and inhibitory response areas of auditory neurons in the cochlear nucleus.
J. Neurophysiol. 28, 863-892 (1965)

122.) Greenwood, D.D. and Goldberg, J.M.: Response of neurons in the cochlear nuclei to variations in noise bandwidth and to tone-noise combinations.
J. Acoust. Soc. Amer. 47, 1022-1040 (1970)

123.) Gross, Ch.G., Schiller, P.H., Wells, C. and Gerstein, G.L.: Single-unit activity in temporal association cortex of the monkey.
J. Neurophysiol. 30, 833-843 (1967)

124.) Gross, N.B. and Thurlow, W.R.: Microelectrode studies of neural activity of cat. II. Medial geniculate body.
J. Neurophysiol. 14, 409-422 (1951)

125.) Guilbaud, G., Menetrey, D. and Oliveras, J.L.: Control exerted during sleep by primary cortical areas upon different sensory afferents.
Electroenceph. clin. Neurophysiol. 33, 15-21 (1972)

126.) Guinan, J.J.Jr.: Firing patterns and locations of single auditory neurons in the brainstem (superior olivary complex) of anesthetized cats.
Ph.D. Thesis, Mass. Inst. Technol. 1968

127.) Gutmann, W.: Zur Befestigung von Versuchstieren in stereotaktischen Geräten ohne Verwendung von Ohrstiften.
Res. exp. Med. 158, 85-88 (1972)

128.) Hall, J.L.II: Binaural interaction in the accessory superior olivary nucleus of the cat.
J. Acoust. Soc. Amer. 37, 814-823 (1965)

129.) Hall, J.L.II and Goldstein, M.H.Jr.: Representation of binaural stimuli by single units in primary auditory cortex of unanesthetized cats.
J. Acoust. Soc. Amer. 43, 456-461 (1968)

130.) Hernández-Peón, R.: Reticular mechanisms of sensory control.
In: Sensory Communication.
Ed.: Rosenblith, W.A.,
The M.I.T. Press, Cambridge, Mass. 1961

131.) Hernández-Peón, R., Scherrer, H. and Jouvet, M.: Modification of electric activity in cochlear nucleus during "attention" in unanaesthetized cats.
Science 123, 331-332 (1956)

132.) Hernández-Peón, R., Jouvet, M. and Scherrer, H.: Auditory potentials at cochlear nucleus during acoustic habituation.
Acta Neurol. Latinoam 3, 144-157 (1957)

133.) Hernández-Peón, R., Brust-Carmona, H., Penaloza-Roja, J. and Bach-Y-Rita, G.: The efferent control of afferent signals entering the central nervous system.
Ann. N.Y. Acad. Sci. 89, 866-882 (1961)

134.) Hilali, S. and Whitfield, I.C.: Responses of the trapezoid body to acoustic stimulation with pure tones.
J. Physiol. 122, 158-171 (1953)

135.) Hind, J.E.: An electrophysiological determination of tonotopic organization in auditory cortex of cat.
J. Neurophysiol. 16, 475-489 (1953)

136.) Hind, J.E.: Unit activity in the auditory cortex.
In: Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems.
Eds.: Rasmussen, G.L. and Windle, W.F.,
Charles C. Thomas, Springfield, Ill. 1960

137.) Hind, J.E.: Physiological correlates of auditory stimulus periodicity.
Audiol. 11, 42-57 (1972)

138.) Hind, J.E., Goldberg, J.M., Greenwood, D.D. and Rose, J.E.: Some discharge characteristics of single neurons in the inferior colliculus of the cat. II. Timing of the discharges and observations on binaural stimulation.
J. Neurophysiol. 26, 321-341 (1963)

139.) Hind, J.E., Anderson, D.J., Brugge, J.F. and Rose, J.E.: Coding of information pertaining to paired low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey.
J. Neurophysiol. 30, 794-816 (1967)

140.) Hind, J.E., Rose, J.E., Brugge, J.F. and Anderson, D.J.: Two-tone masking effects in squirrel monkey auditory nerve fibers.
In: Frequency Analysis and Periodicity Detection in Hearing.
Eds.: Plomp, R. and Smoorenburg, G.F.,
A.W. Sijthoff, Leiden 1970

141.) Holstein, S.B., Buchwald, J.S. and Schwafel, J.A.: Tone response of the auditory nuclei during normal wakefulness, paralysis and anesthesia.
Brain Research 15, 483-499 (1969a)

142.) Holstein, S.B., Buchwald, J.S. and Schwafel, J.A.: Progressive changes in auditory response patterns to repeated tone during normal wakefulness and paralysis.
Brain Research 16, 133-148 (1969b)

143.) Hubel, D.H.: Tungsten microelectrode for recording from single units.
Science 125, 549-550 (1957)

144.) Huttenlocher, P.R.: Evoked and spontaneous activity in single units of medial brainstem during natural sleep and waking.
J. Neurophysiol. 24, 451-468 (1961)

145.) Imig, T.J. and Weinberger, N.M.: Relationships between rate and pattern of unitary discharges in medial geniculate body of the cat in response to click and amplitude-modulated white-noise stimulation.
J. Neurophysiol. 36, 385-397 (1973)

146.) Jabbur, S.J., Atweh, S.F., To'mey, G.F. and Banna, N.R.: Visual and auditory inputs into the cuneate nucleus.
Science 174, 1146-1147 (1971)

147.) Johnstone, J.R. and Johnstone, B.M.: Unit responses from the lizard auditory nerve.
Exp. Neurol. 24, 528-537 (1969)

148.) Jones, E.C. and Rockel, A.J.: The synaptic organization in the medial geniculate body of afferent fibres ascending from inferior colliculus.
Zeitschr. f. Zellf. 113, 44-66 (1971)

149.) Jung, R., Kornhuber, H.H. and da Fonseca, J.S.: Multisensory convergence on cortical neurons. Neural effects of visual, acoustic, and vestibular stimuli in the superior convolutions of the cat's cortex.
In: Progress in Brain Research, Brain Mechanisms, Vol. 1.
Eds.: Moruzzi, G., Fessard, A. and Jasper, H.H.,
Elsevier, Amsterdam 1963

150.) Kallert, S.: Über die Reizantwort einzelner Zellen im Corpus geniculatum mediale der Katze bei Untersuchung mit Mikroelektroden.
Dissertation, Erlangen 1972a

151.) Kallert, S.: Periodizitäten bei der zentralnervösen Informationsverarbeitung.
In: Mechanismen und Bedeutung schwingender Systeme.
Hrsg.: Rensing, L. und Birukow, G.,
Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen 1972b

152.) Kallert, S., David, E., Finkenzeller, P. and Keidel, W.D.: Two different neuronal discharge periodicities in the acoustical channel.
In: Frequency Analysis and Periodicity Detection in Hearing.
Eds.: Plomp, R. and Smoorenburg, G.F.,
A.W. Sijthoff, Leiden 1970

153.) Katsuki, Y.: Integrative organization in the thalamic and cortical auditory centers.
In: Symposium on the Thalamus.
Eds.: Purpura, D.P. and Yahr, M.D.,
Columbia University Press, New York 1966

154.) Katsuki, Y., Sumi, T., Uchiyama, H. and Watanabe, T.: Electric responses of auditory neurons in cat to sound stimulation. J. Neurophysiol. 21, 569-588 (1958)

155.) Katsuki, Y., Murata, K., Suga, N. and Takenaka, T.: Electrical activity of cortical auditory neurons of unanaesthetized and unrestrained cat. Proc. Jap. Acad. 35, 571-574 (1959a)

156.) Katsuki, Y., Watanabe, T. and Maruyama, N.: Activity of auditory neurons in upper levels of brain of cat. J. Neurophysiol. 22, 343-359 (1959b)

157.) Katsuki, Y., Watanabe, T. and Suga, N.: Interaction of auditory neurons in response to two sound stimuli in cat. J. Neurophysiol. 22, 603-623 (1959c)

158.) Katsuki, Y., Kanno, Y., Suga, N. and Mannen, M.: Primary auditory neurons of monkey. Jap. J. Physiol. 11, 678-683 (1961)

159.) Katsuki, Y., Suga, N. and Kanno, Y.: Neural mechanism of the peripheral and central auditory system in monkeys. J. Acoust. Soc. Amer. 34, 1396-1410 (1962)

160.) Keidel, W.D.: Anatomie und Elektrophysiologie der zentralen akustischen Bahnen. In: Hals-Nasen-Ohrenheilkunde. Ein kurzgefaßtes Handbuch in 3 Bänden, Bd. III/3. Hrsg.: Berendes, J., Link, R. und Zöllner, F., Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1966

161.) Keidel, W.D.: Neuere Ergebnisse der akustischen Informationsverarbeitung. Erg. Exp. Med. 3, 167-193 (1969a)

162.) Keidel, W.D.: Informationsphysiologische Aspekte des Hörens. Studium Generale 22, 49-82 (1969b)

163.) Keidel, W.D.: Optische und akustische Zeichenerkennung beim Menschen. Naturwiss. Rundschau 23, 491-498 (1970a)

164.) Keidel, W.D.: Kybernetische Deutung menschlichen Lebens. Festvortrag; gehalten am 7.5.1970b in Regensburg anläßlich der 44. Fortbildungstagung für Ärzte

165.) Keidel, W.D.: Neuere Ergebnisse der akustischen Informationsverarbeitung. In: Forschungsbericht 1970c des I. Physiologischen Institutes Erlangen

166.) Keidel, W.D.: Information processing in the higher parts of the auditory pathway.
Proceedings of the International Union of Physiological Sciences, Volume VIII;
XXV International Congress, Munich 1971a

167.) Keidel, W.D.: Physiologische Grundlagen zum Bild des Menschen.
(Der Beitrag der Biokybernetik zum Bild des Menschen.)
Acta Teilhardiana, Supplementa II,
Evolutive Anthropologie
München 1971b

168.) Keidel, W.D.: Codierung, Informationsfluß und Decodierung im Organismus.
Nova Acta Leopoldina 37, 225-250 (1972a)

169.) Keidel, W.D.: Biokybernetik des Menschen.
Ärztl. Forschung 26, 73-86 (1972b)

170.) Keidel, W.D.: Human biocybernetics.
Paper given at the International Congress of Cybernetics and Systems, Oxford 1972 (in press)

171.) Keidel, W.D.: Allgemeine Informationsphysiologie der zentralen Hörbahn.
In: Das Gehör.
Hrsg.: Keidel, W.D.,
Georg Thieme Verlag, Stuttgart (im Druck)

172.) Keidel, W.D.: Recent advances in information processing within the auditory system.
Vortrag gehalten auf dem 5. Kongreß der Deutschen Gesellschaft für Kybernetik, Nürnberg 1973 (im Druck)

173.) Keidel, W.D., Breuing, G. und Wiegand, H.P.: Zur Frage der intermodalen Gleichzeitigkeitsempfindung, ein Beitrag zur Messung des "physiologischen Augenblicks".
Annals Academiae Scientiarum Fennicae, Series A,
V. Medica 143, 3-8 (1969)

174.) Keidel, W.D. and Kallert, S.: Auditory nervous system.
In: Scientific Basis of Otolaryngology.
Eds.: Harrison, D.F.N. and Hinchcliffe, R.,
William Heinemann Medical Books Ltd., London (in press)

175.) Kelly, J.B. and Whitfield, I.C.: The effects of auditory cortical lesions on discrimination of rising and falling frequency-modulated tones.
J. Neurophysiol. 34, 802-816 (1971)

176.) Kiang, N.Y-S.: Stimulus coding in the auditory nerve and cochlear nucleus.
Acta oto-laryng. 59, 186-200 (1965)

177.) Kiang, N.Y-S., Watanabe, T., Thomas, E.C. and Clark, L.F.: Stimulus coding in the cat's auditory nerve: a preliminary report.
Ann. oto-rhino-laryng. 71, 1009-1026 (1962a)

178.) Kiang, N.Y-S., Goldstein, M.H.Jr. and Peake, W.T.: Temporal coding of neural responses to acoustic stimuli.
IRE Trans. on Inform. Theory IT-8, 113-119 (1962b)

179.) Kiang, N.Y-S., Watanabe, T., Thomas, E.C. and Clark, L.F.: Discharge patterns of single fibers in the cat's auditory nerve.
The M.I.T. Press, Cambridge, Mass. 1965a

180.) Kiang, N.Y-S., Pfeiffer, R.R., Warr, W.B. and Backus, A.S.N.: Stimulus coding in the cochlear nucleus.
Ann. oto-rhino-laryng. 74, 463-485 (1965b)

181.) Kiang, N.Y-S., Sachs, M.B. and Peake, W.T.: Shapes of tuning curves for single auditory-nerve fibers.
J. Acoust. Soc. Amer. 42, 1341-1342 (1967)

182.) Kiang, N.Y-S., Baer, T., Marr, E.M. and Demont, D.: Discharge rates of single auditory-nerve fibers as functions of tone level.
J. Acoust. Soc. Amer. 46, 106 (1969)

183.) Koerber, K.C., Pfeiffer, R.R., Warr, W.B. and Kiang, N.Y-S.: Spontaneous spike discharges from single units in the cochlear nucleus after destruction of the cochlea.
Exp. Neurol. 16, 119-130 (1966)

184.) Konishi, M.: Hearing, single-unit analysis and vocalizations in songbirds.
Science 166, 1178-1180 (1969)

185.) Lavine, R.A.: Phase-locking in response of single neurons in cochlear nuclear complex of the cat to low-frequency tonal stimuli.
J. Neurophysiol. 34, 467-483 (1971)

186.) Liff, H.: Responses from single auditory units in the eighth nerve of the leopard frog.
J. Acoust. Soc. Amer. 45, 512-513 (1969)

187.) Liff, H.J. and Goldstein, M.H.Jr.: Peripheral inhibition in auditory fibers in the frog.
J. Acoust. Soc. Amer. 47, 1538-1547 (1970)

188.) Lippe, W.R. and Weinberger, N.M.: The distribution of sensory evoked activity within the medial geniculate body of the unanesthetized cat.
Exp. Neurol. 40, 431-444 (1973)

189.) Loe, P.R. and Benevento, L.A.: Auditory-visual interaction in single units in the orbito-insular-cortex of the cat. Electroenceph. clin. Neurophysiol. 26, 395-398 (1969)

190.) Love, J.A. and Scott, J.W.: Some response characteristics of cells of the magnocellular division of the medial geniculate body of the cat. Canadian Journal of Physiology and Pharmacology 47, 881-888 (1969)

191.) Massopust, L.C.Jr. and Meder, R.: Unitary afterdischarges from the auditory cortex of the squirrel monkey. Exp. Neurol. 37, 50-61 (1972)

192.) Mast, T.E.: Study of single units of the cochlear nucleus of the chinchilla. J. Acoust. Soc. Amer. 48, 505-512 (1970a)

193.) Mast, T.E.: Binaural interaction and contralateral inhibition in dorsal cochlear nucleus of the chinchilla. J. Neurophysiol. 33, 108-115 (1970b)

194.) Masterton, R.B. and Diamond, I.T.: Effects of auditory cortex ablation on discrimination of small binaural time differences. J. Neurophysiol. 27, 15-36 (1964)

195.) Mehler, W.R., Feferman, M.E. and Nauta, W.J.H.: Ascending axon degeneration following anterolateral cordotomy. An experimental study in the monkey. Brain 83, 718-750 (1960)

196.) Mickle, W.A. and Ades, H.W.: Rostral projection pathway of the vestibular system. Amer. J. Physiol. 176, 243-246 (1954)

197.) Møller, A.R.: Unit responses in the cochlear nucleus of the rat to pure tones. Acta physiol. scand. 75, 530-541 (1969a)

198.) Møller, A.R.: Unit responses in the cat cochlear nucleus to repetitive transient sounds. Acta physiol. scand. 75, 542-551 (1969b)

199.) Møller, A.R.: Unit responses in the cochlear nucleus of the rat to sweep tones. Acta physiol. scand. 76, 503-512 (1969c)

200.) Møller, A.R.: Unit responses in the cochlear nucleus of the rat to noise and tones. Acta physiol. scand. 78, 289-298 (1970a)

201.) Møller, A.R.: Studies of the damped oscillatory response of the auditory frequency analyzer.
Acta physiol. scand. 78, 299-314 (1970b)

202.) Møller, A.R.: Periodicity coding in the peripheral auditory system.
In: Excitatory Synaptic Mechanisms.
Proceedings of the Fifth International Meeting of Neurobiologists.
Eds.: Andersen, P. and Jansen, J.K.S.,
Universitetsforlaget, Oslo 1970c

203.) Møller, A.R.: Unit responses in the rat cochlear nucleus to tones of rapidly varying frequency and amplitude.
Acta physiol. scand. 81, 540-556 (1971)

204.) Møller, A.R.: Coding of amplitude and frequency modulated sounds in the cochlear nucleus of the rat.
Acta physiol. scand. 86, 223-238 (1972a)

205.) Møller, A.R.: Coding of sounds in lower levels of the auditory system.
Quarterly Reviews of Biophysics 5, 59-155 (1972b)

206.) Monakow, C.: Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die Haubenregion, den Sehhügel und die Regio subthalamica nebst Beiträgen zur Kenntnis früh erworbener Groß- und Kleinhirndefekte.
Arch. Psychiat. Nervenkr. 27, 386-478 (1895)

207.) Moore, R.Y. and Goldberg, J.M.: Midbrain auditory connections in the cat.
Anat. Record 139, 256 (1961)

208.) Moore, R.Y. and Goldberg, J.M.: Ascending projections of the inferior colliculus in the cat.
J. comp. Neurol. 121, 109-136 (1963)

209.) Morest, D.K.: The neuronal architecture of the medial geniculate body of the cat.
J. Anat. (London) 98, 611-630 (1964)

210.) Morest, D.K.: The laminar structure of the medial geniculate body of the cat.
J. Anat. (London) 99, 143-160 (1965a)

211.) Morest, D.K.: The lateral tegmental system of the midbrain and the medial geniculate body: study with Golgi and Nauta methods in cat.
J. Anat. (London) 99, 611-634 (1965b)

212.) Morest, D.K.: Dendrodendritic synapses of cells that have axons: the fine structure of the Golgi type II cell in the medial geniculate body of the cat.
Z. Anat. Entwickl.-Gesch. 133, 216-246 (1971)

213.) Moushegian, G., Rupert, A. and Galambos, R.: Microelectrode study of ventral cochlear nucleus of the cat.
J. Neurophysiol. 25, 515-529 (1962)

214.) Moushegian, G., Rupert, A. and Whitcomb, M.A.: Brain-stem neuronal response patterns to monaural and binaural tones.
J. Neurophysiol. 27, 1174-1191 (1964a)

215.) Moushegian, G., Rupert, A. and Whitcomb, M.A.: Medial superior-olivary-unit response patterns to monaural and binaural clicks.
J. Acoust. Soc. Amer. 36, 196-202 (1964b)

216.) Moushegian, G., Rupert, A.L. and Langford, T.L.: Stimulus coding by medial superior olivary neurons.
J. Neurophysiol. 30, 1239-1261 (1967)

217.) Moushegian, G. and Rupert, A.L.: Response diversity of neurons in ventral cochlear nucleus of kangaroo rat to low-frequency tones.
J. Neurophysiol. 33, 351-364 (1970)

218.) Murata, K. and Kameda, K.: The activity of single cortical neurons of unrestrained cats during sleep and wakefulness.
Arch. ital. Biol. 101, 306-331 (1963)

219.) Murata, K., Cramer, H. and Bach-Y-Rita, P.: Neuronal convergence of noxious, acoustic, and visual stimuli in the visual cortex of the cat.
J. Neurophysiol. 28, 1223-1239 (1965)

220.) Neff, W.D.: Role of the auditory cortex in sound discrimination.
In: Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems.
Eds.: Rasmussen, G.L. and Windle, W.F.,
Charles C. Thomas, Springfield, Ill. 1960

221.) Neff, W.D.: Neural mechanisms of auditory discrimination.
In: Sensory Communication.
Ed.: Rosenblith, W.A.,
The M.I.T. Press, Cambridge, Mass. 1961

222.) Neff, W.D.: Neural structures concerned in localization of sound in space.
Psychol. Beitr. 6, 492-500 (1962)

223.) Neff, W.D.: Localization and lateralization of sound in space.
In: Hearing Mechanisms in Vertebrates. A Ciba Foundation Symposium.
Eds.: de Reuck, A.V.S. and Knight, J.,
J. & A. Churchill Ltd., London 1968

224.) Neff, W.D., Casseday, J.H. and Cranford, J.L.: The medial geniculate body and associated thalamic cell groups: behavioral studies.
Brain, Behav. Evol. 6, 302-310 (1972)

225.) Nelson, P.G. and Erulkar, S.D.: Synaptic mechanisms of excitation and inhibition in the central auditory pathway.
J. Neurophysiol. 26, 908-923 (1963)

226.) Nelson, P.G., Erulkar, S.D. and Bryan, J.S.: Responses of units of the inferior colliculus to time-varying acoustic stimuli.
J. Neurophysiol. 29, 834-860 (1966)

227.) Newman, J.D. and Wollberg, Z.: Multiple coding of species-specific vocalizations in the auditory cortex of squirrel monkeys.
Brain Research 54, 287-304 (1973)

228.) Noda, H. and Adey, W.R.: Neuronal activity in the association cortex of the cat during sleep, wakefulness and anesthesia.
Brain Research 54, 243-259 (1973)

229.) Nomoto, M., Suga, N. and Katsuki, Y.: Discharge pattern and inhibition of primary auditory nerve fibers in the monkey.
J. Neurophysiol. 27, 768-787 (1964)

230.) van Noort, J.: The structure and connections of the inferior colliculus. An investigation of the lower auditory system.
Van Gorcum & Comp., N.V. Netherlands 1969

231.) Oonishi, S. and Katsuki, Y.: Functional organization and integrative mechanism on the auditory cortex of the cat.
Jap. J. Physiol. 15, 342-365 (1965)

232.) Otani, K. and Hiura, M.: Projection fibers from the auditory cortex of the cat.
Progr. Neurol. Psychiat. 7, 485-494 (1962)

233.) Pfalz, R.: Einfluß schallgereizter efferenter Hörbahnteile auf den de-afferentierten Nucleus cochlearis (Meerschweinchen).
Pflügers Arch. 274, 533-552 (1962)

234.) Pfeiffer, R.R.: Response characteristics of some single units in the cochlear nucleus to tone-burst stimulation.
J. Acoust. Soc. Amer. 36, 1017A (1964)

235.) Pfeiffer, R.R.: Anteroventral cochlear nucleus: wave forms of extracellularly recorded spike potentials.
Science 154, 667-668 (1966a)

236.) Pfeiffer, R.R.: Classification of response patterns of spike discharges for units in the cochlear nucleus: tone-burst stimulation.
Exp. Brain Res. 1, 220-235 (1966b)

237.) Pfeiffer, R.R.: A model for two-tone inhibition of single cochlear nerve fibres.
J. Acoust. Soc. Amer. 48, 1373-1378 (1970)

238.) Pfeiffer, R.R. and Kiang, N.Y-S.: Spike discharge patterns of spontaneously and continuously stimulated activity in the cochlear nucleus of anesthetized cats.
Biophys. J. 5, 301-316 (1965)

239.) Pfeiffer, R.R. and Molnar, C.E.: Cochlear nerve fiber discharge patterns: relationship to the cochlear microphonic.
Science 167, 1614-1616 (1970)

240.) Pfeiffer, R.R. and Kim, D.O.: Response patterns of single cochlear nerve fibers to click stimuli: descriptions for cat.
J. Acoust. Soc. Amer. 52, 1669-1677 (1972)

241.) Poggio, G.F. and Mountcastle, V.B.: On the nature of a second thalamic relay subserving some forms of somatic sensibility.
Fed. Proc. 18, 121 (1959)

242.) Powell, E.W. and Hatton, J.B.: Projections of the inferior colliculus in cat.
J. comp. Neurol. 136, 183-192 (1969)

243.) Purpura, D.P. and Shofer, R.J.: Intracellular recording from thalamic neurons during reticulocortical activation.
J. Neurophysiol. 26, 494-505 (1963)

244.) Raab, D.H. and Ades, H.W.: Cortical and midbrain mediation of a conditioned discrimination of acoustic intensities.
Amer. J. Psychol. 59, 59-63 (1946)

245.) Rasmussen, G.L.: Distribution of fibers originating from the inferior colliculus.
Anat. Record 139, 266 (1961)

246.) Ravizza, J.C., Diamond, I.T. and Whitfield, I.C.: Unilateral ablation of the auditory cortex in the cat impairs complex sound localization.
Science 172, 286-288 (1971)

247.) de Ribaupierre, F., Goldstein, M.H.Jr. and Yeni-Komshian, G.: Intracellular study of the cat's primary auditory cortex.
Brain Research 48, 185-204 (1972a)

248.) de Ribaupierre, F., Goldstein, M.H.Jr. and Yeni-Komshian, G.: Cortical coding of repetitive acoustic pulses.
Brain Research 48, 205-225 (1972b)

249.) de Ribaupierre, F., Goldstein, M.H.Jr. and Yeni-Komshian, G.: Lack of response in primary auditory neurons to visual stimulation.
Brain Research 52, 370-373 (1973)

250.) Rose, J.E.: Organization of frequency sensitive neurons in the cochlear nuclear complex of the cat.
In: Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems.
Eds.: Rasmussen, G.L. and Windle, W.F.,
Charles C. Thomas, Springfield, Ill. 1960

251.) Rose, J.E.: Discharges of single fibers in the mammalian auditory nerve.
In: Frequency Analysis and Periodicity Detection in Hearing.
Eds.: Plomp, R. and Smoorenburg, G.F.,
A.W. Sijthoff, Leiden 1970

252.) Rose, J.E. and Galambos, R.: Microelectrode studies on medial geniculate body of cat. I. Thalamic region activated by click stimuli.
J. Neurophysiol. 15, 343-357 (1952)

253.) Rose, J.E. and Woolsey, C.N.: Cortical connections and functional organization of thalamic auditory system of cat.
In: Biological and Biochemical Bases of Behavior.
Eds.: Harlow, H.F. and Woolsey, C.N.,
Univ. Wisc. Press, Madison 1958

254.) Rose, J.E., Galambos, R. and Hughes, J.R.: Microelectrode studies of the cochlear nuclei of the cat.
Bull. Johns Hopk. Hosp. 104, 211-251 (1959)

255.) Rose, J.E., Greenwood, D.D., Goldberg, J.M. and Hind, J.E.: Some discharge characteristics of single neurons in the inferior colliculus of the cat. I. Tonotopical organisation, relation of spike-counts to tone intensity and firing patterns of single elements.
J. Neurophysiol. 26, 294-320 (1963)

256.) Rose, J.E., Gross, N.B., Geisler, C.D. and Hind, J.E.: Some neural mechanisms in the inferior colliculus of the cat which may be relevant to localization of a sound source.
J. Neurophysiol. 29, 288-314 (1966)

257.) Rose, J.E., Brugge, J.F., Anderson, D.J. and Hind, J.E.: Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey.
J. Neurophysiol. 30, 769-793 (1967)

258.) Rose, J.E., Brugge, J.F., Anderson, D.J. and Hind, J.E.: Patterns of activity in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey.
In: Hearing Mechanisms in Vertebrates. A Ciba Foundation Symposium.
Eds.: de Reuck, A.V.S. and Knight, J.,
J. & A. Churchill Ltd., London 1968

259.) Rose, J.E., Brugge, J.F., Anderson, D.J. and Hind, J.E.: Some possible neural correlates of combination tones.
J. Neurophysiol. 32, 402-423 (1969)

260.) Rose, J.E., Hind, J.E., Anderson, D.J. and Brugge, J.F.: Some effects of stimulus intensity on response of auditory nerve fibers in the squirrel monkey.
J. Neurophysiol. 34, 685-699 (1971)

261.) Rosenzweig, M.R.: Discrimination of auditory intensities in the cat.
Amer. J. Psychol. 59, 127-136 (1946)

262.) Rupert, A., Moushegian, G. and Galambos, R.: Unit responses to sound from auditory nerve of the cat.
J. Neurophysiol. 26, 449-465 (1963)

263.) Rupert, A., Moushegian, G. and Whitcomb, M.A.: Superior olivary response patterns to monaural and binaural clicks.
J. Acoust. Soc. Amer. 39, 1069-1076 (1966)

264.) Rupert, A. and Moushegian, G.: Neuronal responses of kangaroo rat ventral cochlear nucleus to low frequency.
Exp. Neurol. 26, 84-102 (1970)

265.) Sachs, M.B.: Stimulus response relation for auditory nerve-fibers: two-tone stimuli.
J. Acoust. Soc. Amer. 45, 1025-1036 (1969)

266.) Sachs, M.B. and Kiang, N.Y-S.: Two-tone inhibition in auditory nerve fibers.
J. Acoust. Soc. Amer. 43, 1120-1128 (1968)

267.) Schwartzkopff, J.: Die akustische Lokalisation bei Tieren.
Ergebnisse der Biologie 25, 136-176 (1960)

268.) Schwartzkroin, P.A.: Effects of round window stimulation on unit discharges in the visual cortex and superior colliculus.
Exp. Brain Res. 17, 527-538 (1973)

269.) Simmons, F.B. and Linehan, J.A.: Observation on a single auditory nerve fiber over a six-week period.
J. Neurophysiol. 31, 799-805 (1968)

270.) Spinelli, D.N., Starr, A. and Barret, T.W.: Auditory specifity in unit recordings from cat's visual cortex.
Exp. Neurol. 22, 75-84 (1968)

271.) Starr, A.: Suppression of single unit activity in cochlear nucleus of the cat following sound stimulation.
J. Neurophysiol. 28, 850-862 (1965)

272.) Starr, A. and Wernick, J.S.: Olivo-cochlear bundle stimulation: effects on spontaneous and tone-evoked activities of single units in cat cochlear nucleus.
J. Neurophysiol. 31, 549-564 (1968)

273.) Starr, A. and Britt, R.: Intracellular recordings from cat cochlear nucleus during tone stimulation.
J. Neurophysiol. 33, 137-147 (1970)

274.) Starr, A. and Hellerstein, D.: Distribution of frequency following responses in cat cochlear nucleus to sinusoidal acoustic signals.
Brain Research 33, 367-377 (1971)

275.) Starr, A. and Don, M.: Responses of squirrel monkey (Samiri sciureus) medial geniculate units to binaural click stimuli.
J. Neurophysiol. 35, 501-517 (1972)

276.) Suga, N.: Single unit activity in cochlear nucleus and inferior colliculus of echo-locating bats.
J. Physiol. 172, 449-474 (1964a)

277.) Suga, N.: Recovery cycles and responses to frequency modulated tone pulses in auditory neurones of echo-locating bats.
J. Physiol. 175, 50-80 (1964b)

278.) Suga, N.: Analysis of frequency-modulated sounds by auditory neurones of echo-locating bats.
J. Physiol. 179, 26-53 (1965a)

279.) Suga, N.: Functional properties of auditory neurons in the cortex of echo-locating bats.
J. Physiol. 181, 671-700 (1965b)

280.) Suga, N.: Responses of cortical auditory neurones to frequency modulated sounds in echo-locating bats.
Nature 206, 890-891 (1965c)

281.) Suga, N.: Analysis of frequency-modulated and complex sounds by single auditory neurons of bats.
J. Physiol. 198, 51-80 (1968)

282.) Suga, N.: Classification of inferior collicular neurones of bats in terms of responses to pure tones, FM sounds and noise bursts.
J. Physiol. 200, 555-574 (1969)

283.) Suga, N.: Responses of inferior collicular neurones of bats to tone bursts with different rise times.
J. Physiol. 217, 159-177 (1971)

284.) Suga, N. and Schlegel, P.: Neural attenuation of responses to emitted sounds in echo-locating bats.
Science 177, 82-84 (1972)

285.) Tasaki, I.: Nerve impulses in individual auditory nerve fibers of guinea pig.
J. Neurophysiol. 17, 97-122 (1954)

286.) Tasaki, I.: Afferent impulses in auditory nerve fibers and the mechanism of impulse initiation in the cochlea.
In: Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems.
Eds.: Rasmussen, G.L. and Windle, W.F.,
Charles C. Thomas, Springfield, Ill, 1960

287.) Thomas, L.B.: Spontaneous and evoked patterns of single cortical cells in auditory and visual cortex.
Electroenceph. clin. Neurophysiol. 4, 376 (1952)

288.) Thurlow, W.R., Gross, N.B., Kemp, E.H. and Lowy, K.: Microelectrode studies of neural activity of cat.
I. Inferior colliculus.
J. Neurophysiol. 14, 289-304 (1951)

289.) Tsuchitani, C. and Boudreau, J.C.: Single unit analysis of cat superior olive s-segment with tonal stimuli.
J. Neurophysiol. 29, 684-697 (1966)

290.) Vardapetian, G.A.: Dynamic classification of single unit responses in the auditory cortex of the cat.
Zeitschr. für die höhere Nervenerregung 17, 95-106 (1967)

291.) Vernier, V.G. and Galambos, R.: Responses of medial geniculate units to repetitive click stimuli.
Amer. J. Physiol. 188, 233-237 (1957)

292.) Villablanca, J. and Schlag, J.: Cortical control of thalamic spindle wave.
Exp. Neurol. 20, 432-442 (1968)

293.) Watanabe, T.: A single neuron activity in the secondary cortical auditory area in the cat.
Jap. J. Physiol. 9, 245-256 (1959)

294.) Watanabe, T.: Fundamental study of the neural mechanism in cats subserving the feature extraction process of complex sounds.
Jap. J. Physiol. 22, 569-583 (1972)

295.) Watanabe, T., Yanagisawa, K., Kanzaki, J. and Katsuki, Y.: Cortical efferent flow influencing unit responses of medial geniculate body to sound stimulation.
Exp. Brain Res. 2, 302-317 (1966)

296.) Watanabe, T. and Ohgushi, K.: FM sensitive auditory neuron.
Proc. Jap. Acad. 44, 968-973 (1968)

297.) Watanabe, T. and Simada, Z.: Auditory temporal masking: an electrophysiological study of single neurons in the cat cochlear nucleus and inferior colliculus.
Jap. J. Physiol. 21, 537-550 (1971)

298.) Webster, W.R. and Aitkin, L.M.: Evoked potential and single unit studies of neural mechanisms underlying the effects of repetitive stimulation in the auditory pathway.
Electroenceph. clin. Neurophysiol. 31, 581-592 (1971)

299.) Wepsic, J.G.: Multimodal sensory activation of cells in the magnocellular medial geniculate nucleus.
Exp. Neurol. 15, 299-318 (1966)

300.) Whitfield, I.C.: The auditory pathway.
Edward Arnold Ltd., London 1967

301.) Whitfield, I.C. and Evans, E.F.: Responses of auditory cortical neurons to stimuli of changing frequency.
J. Neurophysiol. 28, 655-672 (1965)

302.) Whitfield, I.C. and Purser, D.: Microelectrode study of the medial geniculate body in unanaesthetized free-moving cats.
Brain, Behav. Evol. 6, 311-322 (1972)

303.) Whitlock, D.G. and Perl, E.R.: Central projections of the "spinothalamic" system in cat.
Anat. Record 127, 388 (1957)

304.) Whitlock, D.G. and Perl, E.R.: Afferent projections of ventrolateral funiculi to the thalamus of the cat.
J. Neurophysiol. 22, 133-148 (1959)

305.) Whitlock, D.G. and Perl, E.R.: Thalamic projections of spinothalamic pathways in monkey.
Exp. Neurol. 3, 240-255 (1961)

306.) Wiederhold, M.L. and Peake, W.T.: Efferent inhibition of auditory-nerve responses: dependence on acoustic-stimulus parameters.
J. Acoust. Soc. Amer. 40, 1427-1430 (1966)

307.) Wiederhold, M.L. and Kiang, N.Y-S.: Effects of electric stimulation of the crossed olivo-cochlear bundle on cat single auditory-nerve fibre responses to tone bursts.
J. Acoust. Soc. Amer. 48, 966-977 (1970)

308.) Wilson, M.E. and Cragg, B.G.: Projections from the medial geniculate body to the cerebral cortex in cat.
Brain Research 13, 462-475 (1969)

309.) Winter, P.: Lautäußerungen im Kommunikationssystem von Totenkopfaffen.
Naturwiss. Rundschau 5, 185-190 (1968)

310.) Winter, P. and Funkenstein, H.H.: The auditory cortex of the squirrel monkey: neuronal discharge patterns to auditory stimuli.
Proc. 3rd int. Congr. Primat., Zurich, 2, 24-28 (1970)

311.) Wollberg, Z. and Newman, J.D.: Auditory cortex of squirrel monkey: response patterns of single cells to species-specific vocalizations.
Science 175, 212-214 (1972)

312.) Woollard, H.H. and Harpman, J.A.: The cortical projection of the medial geniculate body.
J. Neurol. Psychiat. 2, 35-44 (1939)

313.) Woollard, H.H. and Harpman, J.A.: The connection of the inferior colliculus and of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus.
J. Anat. (London) 74, 441-458 (1940)

Buchdruckerei Ludwig Müller - 852 Erlangen, Fahrstraße 5